AUTÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE LARVEN VON CHAOBORUS FLAVICANS MEIGEN (NEMATOCERA) UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG RHYTHMISCHER PHÄNOMENE

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereichs Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Christian Franke

aus Berlin

1978

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544721_0036

AUTÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE LARVEN VON CHAOBORUS FLAVICANS MEIGEN (NEMATOCERA) UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG RHYTHMISCHER PHÄNOMENE

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereichs Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Christian Franke

aus Berlin

1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Referent: Prof. Dr. W. Dohle

2. Referent: Prof. Dr. U. Reichert

Tag der mündlichen Prüfung: 4. August 1978

I N H A L T

		Seite
Vorwort		7
1.0	Ziel der Untersuchungen	9
1.1	Durchführung der Untersuchungen	12
1.2	Untersuchungsgebiet: Topographie und Morphologie des Heiligensees	13
2.0	Hydrographischer Teil	15
2.1	Methoden und Geräte	15
2.2	Temperatur	17
2.3	Sauerstoff	19
2.4	Schwefelwasserstoff	21
3.0	Das Sediment	23
3.1	Korngröße	23
3.2	Organischer Anteil	24
3.3	Wassergehalt	25
3.4	Betrachtung der Redoxvorgänge im Sediment	26
3.5	Sedimenttemperatur	28
4.0	Die Larven und Puppen von Chaoborus flavicans MEIGEN	31
4.1	Biometrische Untersuchungen	32
4.1.0	Längenmessungen	32
4.1.1	Kopfkapsel	33
4.1.2	Augengröße	33
4.2	Volumetrische Untersuchungen	34
4.2.0	Körpervolumen	34
4.2.1	Tracheenblasen	35
4.3	Längen-Gewichtsrelation	38
4.4	Untersuchungen zur Sinkgeschwindigkeit der Larvalstadien	39
4.4.0	Modellvorstellung zum Schwebeverhalten der Larvalstadien	40
4.4.1	Literatur zum Bau und zur Funktion der Tracheenblasen	43

		Seite
5.0	Ökologischer Teil	46
5.1	Methoden und Geräte	46
5.1.0	Senkschließnetz	46
5.1.1	Sedimentgreifersystem	48
5.2	Räumlich-zeitliche Verteilungsmuster des Zooplanktons	49
5.3	Nächtliche Wanderung des Zooplanktons	52
5.4	Der Jahreszyklus der Larven von Chaoborus flavicans MEIGEN im Heiligensee	56
5.4.0	Vorbemerkung	56
5.4.1	Pelagische und benthische Lebensweise der Larven	58
5.4.2	Häufigkeitsverteilungen und Ursachen ihrer jahreszyklischen Änderungen	59
5.4.3	Zusammenfassung	71
5.5	Untersuchungen über die nächtlichen Wanderungen der Larven	73
5.5.0	Ausgangssituation	73
5.5.1	Betrachtung einiger physiologischer Voraussetzungen	74
5.5.2	Die vertikalen Verteilungsmuster im Verlauf der Wanderung	75
5.5.3	Nachweis einer Transversalwanderung bei Chaoboruslarven	82
5.5.4	Korrelation zwischen den Transversalwanderungen des Zooplanktons und der Chaoboruslarven	85
5.5.5	Korrelation zwischen Wanderungsamplitude und O_2 Partialdruck	86
5.5.6	Korrelation zwischen hypolimnischen Häufigkeitsmaxima und H_2S-Konzentrationen	88
6.0	Biochemischer Teil	91
6.1	Problemstellung	91
6.2.0	Materialgewinnung	93
6.2.1	Vorbehandlung der Proben	93
6.2.2	Herstellung des Extrakts	94
6.2.3	Messung der Lactatkonzentration	94
6.2.4	Messung der Glucosekonzentration	95

		Seite
6.3.0	Ergebnisse der Metabolitenmessungen im Lebenszyklus der Larven und Puppen	95
6.3.1	Tagesrhythmik und Wanderung vom 25. und 26.6.	96
6.3.2	Die Wanderung pelagischer Larven in der Nacht vom 31.8. zum 1.9.	102
6.3.2.0	Problem des Gaswechsels und der O_2-Speicherung	103
6.3.3	Situation der Larven im Winter	106
6.3.4	Tagesrhythmik und Wanderung vom 21.4.	107
6.3.5	Lactat- und Glucosekonzentrationen im Jahresverlauf	108
6.3.6	Diskussion zur Rhythmik der Larven	110
7.0	Zusammenfassung der Ergebnisse	113
8.0	Literatur	117

V O R W O R T

Im Rahmen meiner Diplomarbeit führte ich im Jahre 1972/73 Untersuchungen über das Makrobenthos im Heiligensee durch. Besondere Aufmerksamkeit kam dabei den ausgeprägten tages- und saisonrhythmischen Verteilungsmustern der Larven von Chaoborus flavicans zu. Nach einigen Voruntersuchungen zur pelagischen Lebensweise und Wanderung der Larven beschloß ich, im Rahmen einer Dissertation eine autökologische Untersuchung dieser Larven unter besonderer Berücksichtigung der rhythmischen Phänomene und deren induzierender und steuernder Mechanismen durchzuführen.

Über das Phänomen der Wanderung der Chaoboruslarven gibt es eine umfangreiche Literatur. Bei näherem Literaturstudium stellte sich aber heraus, daß gerade hinsichtlich der ökologischen Variabilität dieser Larven noch manche Unstimmigkeit herrscht. Auch die Fragen nach den Ursachen und Mechanismen der Wanderung sind in den bisherigen Untersuchungen noch immer nicht zufriedenstellend beantwortet worden. In vielen Freilanduntersuchungen sind die räumlich-zeitlich wechselnden Umweltparameter nicht ihrer Bedeutung entsprechend berücksichtigt worden. Sinnes- und stoffwechselphysiologische Unterscuhungen wurden mit gehältertem Material unter veränderten Umweltbedingungen vorgenommen und können nur bedingt mit Freilandergebnissen verglichen werden. Daneben existieren viele Untersuchungen mit speziellen Fragestellungen, die aber eher dazu beigetragen haben, den Gesamtkomplex noch verwirrender erscheinen zu lassen.
Eine Untersuchung, die sich dem Problemkreis von mehreren Seiten nähert und Freiland- wie Laborbefunde umfaßt, erschien mir daher notwendig.

Die Untersuchungen mußten aufgrund der vielfältigen

Probleme und aus Zeitgründen auf einige wesentliche Fragestellungen beschränkt werden.

Kernpunkt der Arbeit bildeten ökologische Freilanduntersuchungen und biochemische Analysen von Metabolitenkonzentrationen pelagischer und benthischer Larven, die im Freiland praktisch in situ fixiert wurden. Biometrische Untersuchungen trugen zum Verständnis der Verteilungsmuster der vier Larvalstadien und der Puppen bei.
Die Lösung einiger Teilfragen deckte eine Reihe neuer Probleme auf wie beispielsweise die Frage, unter welchem Selektionsdruck sich die Herausbildung einer Wanderung der Chaoboruslarven entwickelt hat.

In der Hoffnung, durch Rückführung der vielfältigen Erscheinungsformen auf einige grundsätzliche Merkmale einen Beitrag zum allgemeineren Verständnis zu leisten, möchte ich diese Arbeit zur Diskussion stellen.

Herrn Prof. W. Dohle vom Institut für allgemeine Zoologie der Freien Universität Berlin, der die Untersuchung im ökologischen Bereich betreute und Herrn Prof. U. Reichert vom Institut für Biochemie, der die Betreuung des biochemischen Teils der Arbeit übernahm und in dessen Labor ich die Metabolitenmessungen durchführen konnte, möchte ich sehr herzlich für ihre Unterstützung und konstruktive Kritik danken. Herrn Dr. U. A. Grosch vom Fischereiamt Berlin möchte ich für die Überlassung des Echogramms vom 9.9.1975 danken.

Auch den Sportanglern vom Heiligensee, die meinen Aktivitäten am Heiligensee nicht nur ihr Wohlwollen und Interesse entgegenbrachten, sondern auch durch nützliche Ratschläge eine Hilfe waren, möchte ich hiermit danken.

1.0. ZIEL DER UNTERSUCHUNGEN

Seit 1740 wird der Gattung Chaoborus i.w.S. ein großes Interesse entgegengebracht. Schwerpunkte früherer Arbeiten lagen überwiegend im taxonomisch-systematischen Bereich. Mit dem Beginn limnologischer Forschung rückte das bei den Chaoborusarten unterschiedlich stark ausgebildete Wanderungsverhalten in den Mittelpunkt des Interesses und ist bis heute Gegenstand vieler Untersuchungen. Da die Gattung Chaoborus weltweit verbreitet zu sein scheint, verwundert nicht die Fülle an Literatur, die Parma 1970 in einer Bibliographie von 420 Arbeiten zusammengestellt hat. Inzwischen nahm die Literatur weiter zu und dürfte inzwischen um schätzungsweise weitere 200 Arbeiten bereichert sein. Die meisten davon stehen auf einer deskriptiven Stufe und bieten eine Fülle von z. T. widersprüchlichen Vergleichsdaten. Obwohl sich neuere Arbeiten viel mit ökologischen Problemen dieser Larven auseinandergesetzt haben und wichtige Ansätze und Ergebnisse lieferten, blieben einige Fragenkomplexe bislang weitgehend unberührt, die die Probleme in einem kausalanalytischen und evolutionistischen Zusammenhang diskutieren.

Auf eine Auseinandersetzung mit der gesamten Literatur muß wegen der Fülle von Veröffentlichungen verzichtet werden.

Die rd. 60 zitierten Veröffentlichungen stehen im engeren Zusammenhang mit dem bearbeiteten Thema.

Einen interessanten Ansatz lieferte bereits Wesenberg-Lund 1943, der aus morphologischen und ökologischen Befunden eine phylogenetische Entwicklungsreihe von den Culicidae zu den Chaoboridae abgeleitet hat. Leider ist bis heute diese Hypothese nicht weiter verfolgt worden. Unter synökologischem Aspekt mit weiterführender Aussage ist die vergleichende Untersuchung von Pope,

Carter & Power (1973) zum Einfluß des Selektionsdrucks durch Fisch auf die räumliche Verteilung der Larven zu werten. Die Untersuchungen von Swüste, Cremer & Parma (1973) und Kajak & Ranke-Rybicka (1970) beinhalten die Nahrungsselektivität der Larven gegenüber pelagischer und benthischer Nahrung und diskutieren die Frage des Einflusses der Nahrung auf das Ausmaß der Wanderung der Larven. La Row (1970) führte den wichtigen Nachweis, daß Chaoboruslarven auf die Gradienten mehrerer Faktoren reagieren und fand in O_2 einen wanderungsauslösenden Faktor. Ratte (1974) betrachtet die Aspekte und Konsequenzen bei der Wanderung der Larven in einem Gradientengefüge periodisch wechselnder Licht- und Temperaturprogramme und wagt den Versuch einer evolutionistischen Wertung hinsichtlich der ökologischen Einpassung. Über das Diapauseproblem und die licht- und temperaturbedingte Entwicklungssynchronisation leistete Bradshaw (1969, 1970, 1973, 1974) wichtige Beiträge. Einen endogenen Rhythmus der Wanderung konnte La Row (1969) nachweisen, obgleich Teraguchi & Northcote (1966) Hinweise auf eine durch Licht exogen gesteuerte Wanderung haben.

Diese kurze und nur exemplarische Aufzählung soll einen Eindruck vermitteln von gegenwärtig untersuchten Problemkreisen und Lösungsansätzen, aber auch von erheblichen Widersprüchen.
Folgender Fragenkatalog wurde nach dem Kenntnisstand zu Beginn der Untersuchung, z. T. aber erst in deren Verlauf, formuliert und diente als Arbeitsgrundlage:

Unter der Voraussetzung, daß die zeitlich-räumlichen Verteilungsmuster und rhythmischen Phänomene der Organismen in einem aquatischen Biotop das Ergebnis eines adaptiven Vorgangs in der Evolution sind, kann man folgende Fragen stellen:

1. Liegt der Reaktionsnorm der Chaoboruslarven ein endogener Rhythmus zugrunde und wenn ja, wie läßt er sich außer der bekannten nächtlichen Wanderung sonst nachweisen?
2. Welche Parameter sind am Zustandekommen der beobachteten räumlich-zeitlichen Verteilungsmuster mitbeteiligt?
3. Wodurch wird die vertikale Tiefeneinstellung der Larven und Puppen im Pelagial und Sediment gesteuert?
4. Welche Faktoren induzieren und steuern die Wanderung, und was löst die Wanderung unter natürlichen Bedingungen aus?
5. Wird das Verhalten der Larven im Jahresverlauf ausschließlich durch Umweltgradienten gesteuert und was geschieht nach Aufhebung der Gradienten?

Für eine Bearbeitung dieser Fragen konnte aufgrund des weiten ökologischen Reaktionsspektrums der Larven nicht auf die schon zahlreich vorliegende und z. T. widersprüchliche deskriptive Literatur vom Lebenszyklus und Verhalten der Larven zurückgegriffen werden. Es war deswegen notwendig, zunächst im Jahreszyklus ein möglichst dichtes räumlich-zeitliches Stationsnetz zu errichten und, wie schon in manchen anderen vorherigen Untersuchungen, eine Bestandsaufnahme der Phänomene dieser Larven im untersuchten Gewässer vorzunehmen. Zeitlich und physisch waren diesen Ansprüchen Grenzen gesetzt. Neben den turnusmäßigen Untersuchungen wurden im Hinblick auf die leitenden Fragestellungen die Probennahme und Bearbeitung des Materials unter speziellen Gesichtspunkten vorgenommen.

Um die Literatur nicht durch schon bekannte Ergebnisse zu vermehren, wurden nicht alle gesammelten Daten des Jahreszyklus dargestellt, sondern nur die im Zusammenhang mit der diskutierten Fragestellung und zum Gesamtverständnis wichtigen Ergebnisse.

1.1 Durchführung der Untersuchungen

Vom März 1974 bis Juni 1975 wurden pelagische und benthische Larven und Puppen von Chaoborus flavicans längs eines Profils im Heiligensee von der tiefsten Stelle in 9,5 m Tiefe bis zum Westufer in 3 m Tiefe in etwa monatlichen Abständen gesammelt und ausgewertet. Vergleichsdaten wurden aus einer früheren Untersuchung (Franke 1973) mit herangezogen. Zur Bearbeitung der rhythmischen Probleme wurde das Material zu Tages- und Nachtzeiten genommen. Insgesamt liegt den Untersuchungen ein Material von rd. 13 500 Larven und Puppen zugrunde, das in Abhängigkeit von der untersuchten Frage statistisch, biometrisch und biochemisch bearbeitet wurde.

Die Freilanduntersuchungen wurden von einem Schlauchboot aus durchgeführt, das zu diesem Zweck mit entsprechenden Aufbauten zum Einsetzen der Geräte versehen wurde. Die wichtigsten Geräte zur Probengewinnung, Schließnetz und Bodengreifer, wurden speziell für diesen Einsatz entworfen und konstruiert. Neben Chaoboruslarven und -puppen aus Planktonfängen wurden ebenfalls die Verteilungshorizonte des Zooplanktons im Jahresverlauf summarisch quantitativ erfaßt. Die Umweltfaktoren wurden auf die Messungen der für die Larven wichtigen Größen Wassertemperatur, O_2, H_2S, Sedimenttemperatur- und -konsistenz beschränkt und parallel zu den biologischen Untersuchungen durchgeführt. Die biometrischen und biochemischen Messungen erfolgten im Institut für Allgemeine Zoologie bzw. im Institut für Biochemie der Freien Universität Berlin.

1.2 Untersuchungsgebiet: Topographie und Morphologie des Heiligensees

Der Heiligensee liegt im Nordwesten von Berlin mit den Koordinaten $23^{o}13'$ östliche Länge von Greenwich und $52^{o}36'$ nördliche Breite. Er bedeckt eine Fläche von rd. 32 ha. Sein Bodenprofil verläuft relativ gleichförmig. Die Länge der Uferlinie beträgt rd. 2,3 km. Die maximale Tiefe liegt bei 9,5 m. Aus Abb. 1 und Abb. 2 sind die Isobathen und das Längs- bzw. Querprofil zu entnehmen. Prozentual entfallen auf die Flächen gleicher Tiefe unter der Annahme einer Ebene:

Tiefe/m	Fläche/m^2	% der Gesamtfläche
1	36 332	11,37
2	22 525	7,05
3	23 797	7,45
4	23 908	7,48
5	26 009	8,14
6	39 668	12,42
7	89 069	27,88
8	54 359	17,02
9	3 779	1,18

Gesamtfläche 320 000 $\hat{=}$ 100 %

Diese Flächenangaben werden im folgenden bei der Hochrechnung von Abundanzen zugrunde gelegt.
Das Querprofil zeigt das durch Windeinfluß steiler abfallende östliche Ufer. Das westliche Ufer verläuft flacher und zeigt einen breiteren, z. T. gut ausgeprägten Litoralbereich. Die Lage der Stationen (Abb. 1) wurde, früheren Untersuchungen folgend, der Vergleichbarkeit halber beibehalten.

Dem Artenspektrum, biologischen Gesamtzustand und Trophiegrad zufolge ist der Heiligensee als ß-mesosaprob

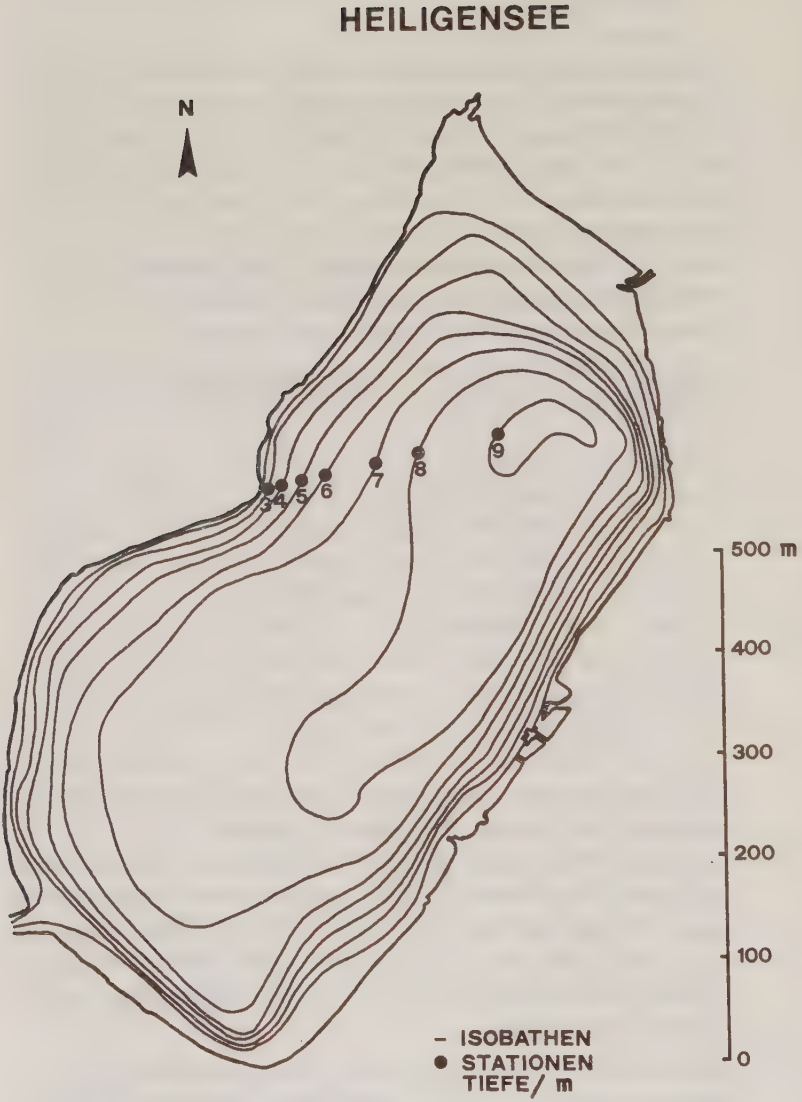

ABB. 1 MORPHOLOGIE DES HEILIGENSEES

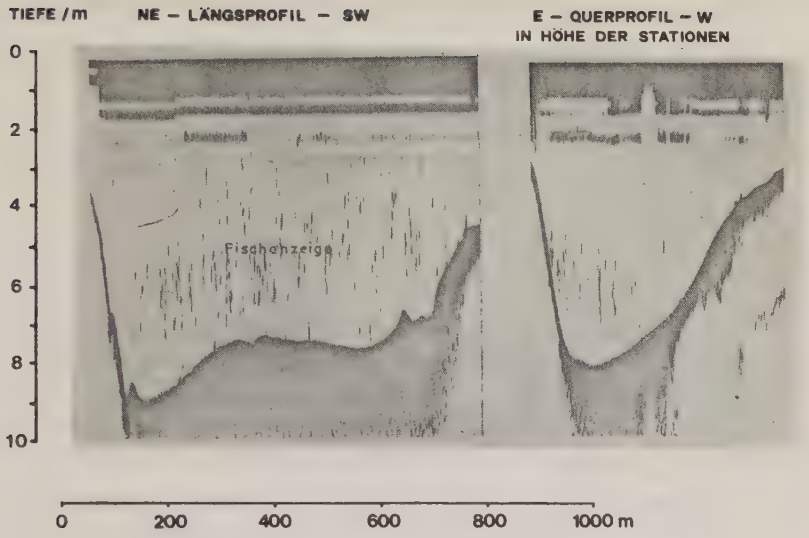

ABB. 2 ECHOGRAMME DER HAUPTPROFILE DES HEILIGENSEES, 30 kHz LOT

einzuordnen mit Tendenz zu starker Eutrophierung.

Mit der Havel steht er durch einen kurzen Kanal in offener Verbindung und könnte somit an der dort fortschreitenden Eutrophierung teilnehmen.

2.0 HYDROGRAPHISCHER TEIL

Im folgenden werden die wichtigsten hydrochemischen und hydrophysikalischen Umweltfaktoren beschrieben und ihre Einflüsse insbesondere auf die Chaoboruslarven diskutiert.

2.1 Methoden und Geräte

Parallel zu den biologischen Untersuchungen wurden im Halbprofil von 5 - 9 m Tiefe Wasserproben in 1 m-Intervallen mit einem 2 l-Wasserschöpfer nach RUTTNER genommen. Die Temperaturmessung erfolgte durch Ablesung eines eingebauten Thermometers auf 0,1 ^{o}C genau.

Für die O_2-Messung wurde die jodometrische Bestimmung nach WINKLER vorgenommen.

Die H_2S-Bestimmung erfolgte ebenfalls jodometrisch durch Messung des Jodverbrauchs gegen Thiosulfatlösung. Im Gegensatz zu den gut reproduzierbaren Ergebnissen bei der O_2-Messung trat bei der H_2S-Bestimmung folgende Schwierigkeit auf: Die Normalität selbst ganz frisch bereiteter und eingestellter Thiosulfatlösungen (Titrisol MERCK) neigte zur Abnahme in Abhängigkeit von der Zeit, Arbeitsweise und vermutlich auch vom Lichteinfluß. In Ergänzung zu den Angaben in HÖLL (1976) und DEV wurden unter folgenden Bedingungen annähernd reproduzierbare Ergebnisse erzielt: Das nach Zusatz von Cadmiumacetatlösung gefällte CdS wurde nach mehrfachem Waschen mit entsalztem Wasser und quantitativem Absaugen in derselben Enghalsflasche durch Zusatz von konzentrierter Phosphorsäure gelöst. Gleichzeitig mit der Säurezugabe wurde 0,01 n Jodlösung zugesetzt. Die abgedunkelte Flasche wurde leicht umgeschwenkt. Nach genau 10 min wurde mit 0,01 n Thiosulfatlösung titriert. Bei jeder Messung wurde eine Blindprobe durchgeführt.

Die Jodlösung wurde jedesmal frisch zubereitet.

In Analogie zur Angabe der Sättigungskonzentration beim O_2 in Sättigungs-% unter Berücksichtigung der Temperaturabhängigkeit, wurden auch für H_2S erstmalig die Konzentrationsangaben in Sättigungs-% angegeben. Dazu wurde mit Hilfe von 7 Meßwerten der Sättigungskonzentrationen von H_2S bei verschiedenen Temperaturen und dem Druck von 1 at = 735,5 mm Hg, entnommen aus dem Tafelwerk von LANDOLT-BÖRNSTEIN (1976), die graphische Funktion aufgetragen, die in Abb. 3 dargestellt ist. Aus dieser wurden tabellarisch die Sättigungskonzentrationen für den Temperaturbereich von 0-25 ^oC in 0,1 ^oC-Intervallen zusammengestellt. Für den aktuellen Luftdruck muß bei den Tabellenwerten noch eine Korrektur vorgenommen werden.

Die Sättigungskonzentration für H_2S in Wasser gilt streng genommen nur unter der Voraussetzung, daß H_2S das einzige gelöste Gas ist und somit der Partialdruck gleich dem Gesamtdruck ist. Unter natürlichen Bedingungen im Gewässer scheint diese Voraussetzung näherungsweise erfüllt zu sein. H_2S und O_2 schließen sich gegenseitig aus, der CO_2-Partialdruck ist vernachlässigbar klein und Methan löst sich nicht in Wasser. Selbst der Partialdruck von N_2 kann gegen den Partialdruck von H_2S aufgrund der wesentlich höheren Löslichkeitskapazität von H_2S vernachlässigt werden.
Unter Normalbedingungen (0^oC und 760 mm Hg) lösen sich 28,8 mg/l N_2, dagegen 6980 mg/l H_2S.

Trotz der Unsicherheit über die wahre Sättigungskonzentration des H_2S aufgrund gleichzeitiger Anwesenheit von N_2 sprechen 2 Gründe für die Angabe in Sättigungs%:

1. wird die physiologische Wirkung des H_2S für die Organismen durch Einbeziehen der Temperatur berücksichtigt,

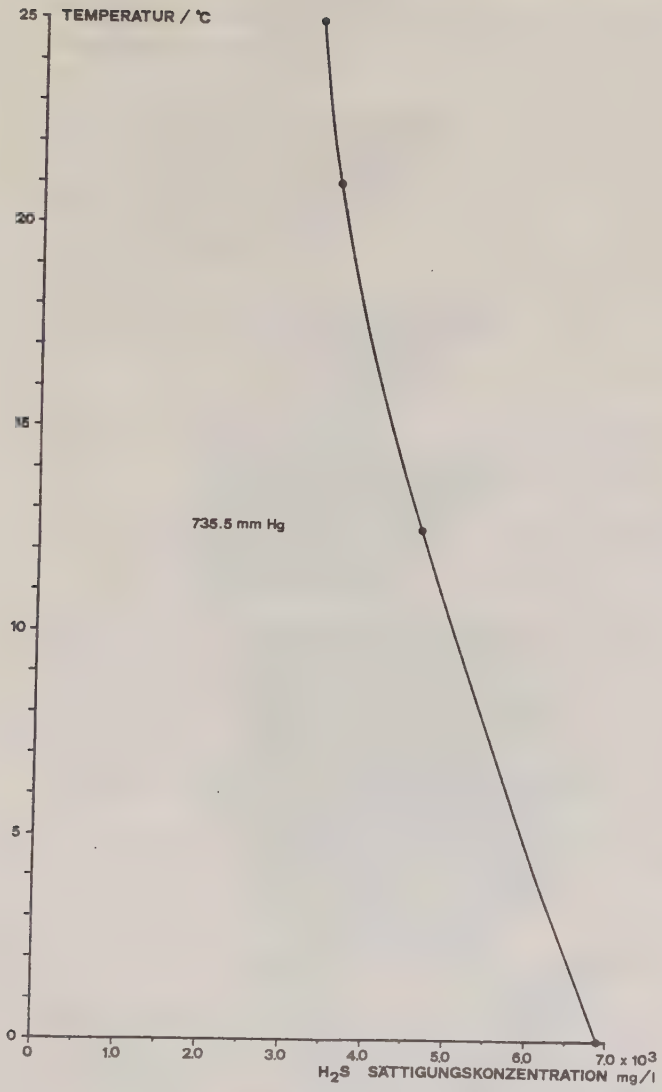

ABB.3 H_2S - SÄTTIGUNGSKONZENTRATIONEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER TEMPERATUR BEI 1 at (MESSWERTE NACH LANDOLT-BÖRNSTEIN)

2. vermitteln die Sättigungskonzentrationen einen allgemeinen Eindruck von der enorm hohen Löslichkeitskapazität des H_2S im Gegensatz zu O_2.

Aus den Angaben über die in Gewässern auftretenden vergleichsweise geringen H_2S-Konzentrationen läßt sich leicht ableiten, daß im Falle einer stärkeren Belastung der Gewässer und fortschreitenden Eutrophierung weitaus höhere H_2S-Konzentrationen erwartet werden können. Die hohe Giftigkeit des H_2S rechtfertigt eine sorgfältige Beobachtung und sinnvolle quantitative Beschreibung dieser Entwicklung.

Formal wurden die in mg/l gemessenen H_2S-Konzentrationen umgerechnet in ‰ angegeben, um die Angabe in zu kleinen numerischen %-Werten zu vermeiden.

Zur graphischen Darstellung wurden aus den Meßwerten für H_2S und O_2 zunächst die Punkte gleicher Sättigung interpoliert und diese dann zu Isolinien verbunden. Diese werden aber in den folgenden Abbildungen nicht im zeitlichen Verlauf für die einzelnen Tiefenstufen aufgetragen, sondern aus methodischen Gründen in ihrem horizontalen Verlauf im Halbprofil von 5 - 9 m dargestellt. In Abb. 31 wird auch der zeitliche Verlauf in gleicher Tiefe im Zusammenhang mit den Verteilungsmustern der Organismen berücksichtigt.
Nachfolgend werden nun die Ergebnisse dargestellt.

2.2 Temperatur

Beginnend ab Anfang August 1974 wird der räumlich-zeitliche Temperaturverlauf bis Ende Juli 1975 in Abb. 4 dargestellt. Die thermische Entwicklung im Untersuchungszeitraum zeigt im Heiligensee einen für relativ flache norddeutsche Seen charakteristischen Verlauf: Der von Oktober bis März andauernden Vollzirkulation

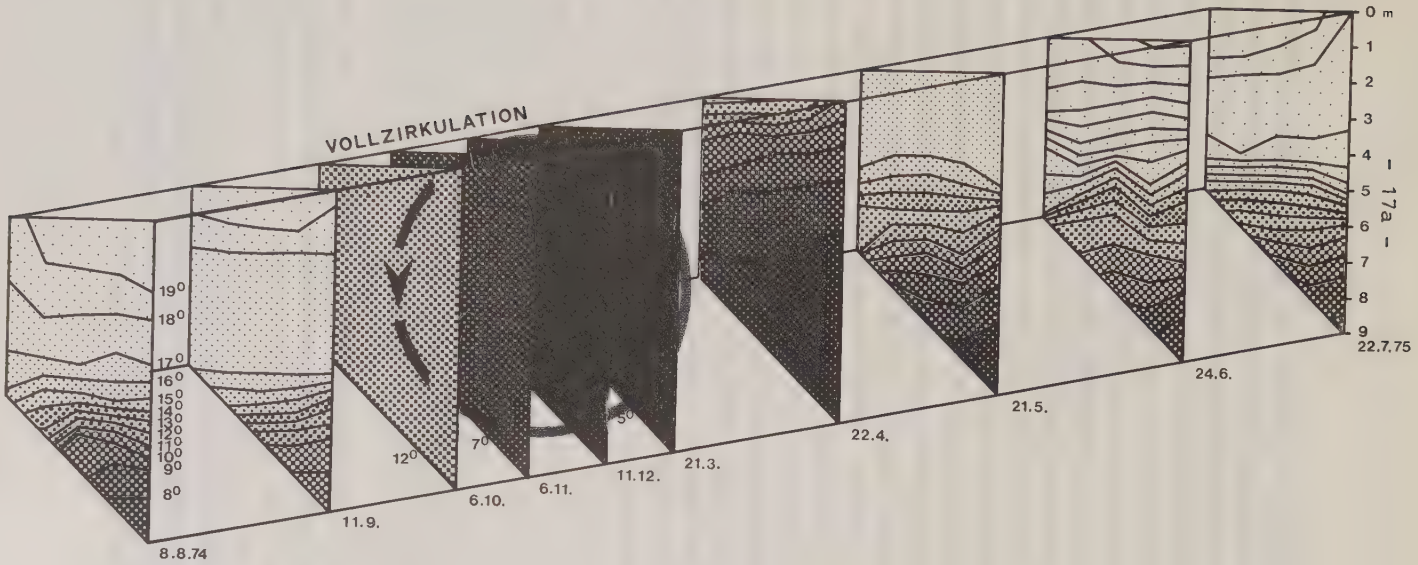

ABB. 4 JAHRESPERIODISCHER VERLAUF DER ISOTHERMEN IM HEILIGENSEE, HALBPROFIL 5m – 9m

mit völliger Aufhebung des Temperaturgradienten folgt mit steigender Außentemperatur zwischen März und April ein Schichtungsaufbau, der sich im Verlauf des Sommers stabilisiert und schärfer ausprägt, allerdings nicht in dem Maß, wie es in tieferen Seen beobachtet wird. Es lassen sich deutlich ab Juli bis September das Epilimnion mit schwächeren Gradienten und das Metalimnion mit sehr dicht übereinanderliegenden Temperaturisopleten unterscheiden. Im zeitlichen Verlauf verlagern sich die Temperaturisopleten in tiefere Wasserschichten (s. auch Abb. 31). Durch früh einsetzende Abkühlung und starke Windeinwirkung setzt die Vollzirkulation schon Anfang Oktober ein mit einer resultierenden Temperatur von 12 °C. Dadurch kommt zwischen dem jetzt um 3 °C wärmerem Wasser über dem Sediment und dem Sediment als schlechtem Wärmeleiter ein beachtlicher Gradient zustande, der erst wesentlich später aufgehoben wird (s. Kap. Sediment). Infolge des milden Winters 1974/75 verhält sich der Heiligensee monomiktisch, ohne in eine winterliche Stagnation mit inversen Temperaturschichtungen zu fallen.

Von 12 °C im Oktober kühlt sich der gesamte Wasserkörper bis auf 5 °C ab und behielt von Dezember bis März diese Temperatur bei. Nur im Januar/Februar sank sie zeitweise auf 4 °C ab. In kälteren Wintern bildet sich im Heiligensee bei Eisbedeckung eine inverse Temperaturschichtung aus, wie z. B. im Winter 1975/76 (mündl. Mitteilung Schubert & Thiel).

Am interessantesten stellen sich während der sommerlichen Stagnation die Temperaturisopleten im horizontalen Verlauf dar, trotz der geringen Querschnittslänge von nur 200 m.
Daß räumliche Temperaturisopleten eigentlich mehr als Ausnahme parallel verlaufen, wurde schon in mehreren Gewässern nachgewiesen. Die Verlagerungen können, besonders in größeren Gewässern, von beachtlichem Umfang

sein und mehrere Meter betragen. Im vorliegenden Gewässer liegen sie ebenfalls im Meterbereich. Zwischen Mittelteil und Litoralbereich des Sees machen sich vom Frühjahr bis zum Einsetzen der Vollzirkulation tendenzielle Unterschiede im Isothermenverlauf bemerkbar. Im August 1974 deutet der Isothermenverlauf unterhalb 6 m Wassertiefe eine Tendenz zur stärkeren Erwärmung tieferer Wasserschichten an. Im Frühjahr von April bis Juni zeigen die Isothermen der mittleren Wasserschichten litoralwärts eine stärkere Erwärmung als im Mittelteil des Sees. Ob dieser inverse Verlauf der horizontalen Temperaturgradienten unabhängig vom Gewässer gesetzmäßig bedingt ist und sich regelmäßig wiederholt oder ob ein wetterbedingtes Phänomen vorliegt, kann hier nicht entschieden werden, da es an Vergleichsdaten fehlt.
Ob für die Chaoboruslarven im Heiligensee diese horizontalen Temperaturgradienten als Information zur Orientierung bei der horizontalen Ausbreitung von Bedeutung sind, wird später im Zusammenhang mit den Wanderungen weiter untersucht.

2.3 Sauerstoff

Die O_2-Situation im Untersuchungszeitraum charakterisiert den Heiligensee als ein eutrophes Gewässer. Einerseits stellen sich während der Sommerstagnation, die von Juni bis zur Vollzirkulation im Oktober dauert, im Hypolimnion stark anaerobe Verhältnisse ein, andererseits ist das Epilimnion fast regelmäßig während des Tages durch O_2-Übersättigung gekennzeichnet, die während der Nacht in starke O_2-Zehrung umschlägt. Abb. 5 zeigt die O_2-Situation im Untersuchungszeitraum 1974/75 im Halbprofil von 5 - 9 m Tiefe.

Im August 1974 als Ausgangszeitpunkt befindet sich der

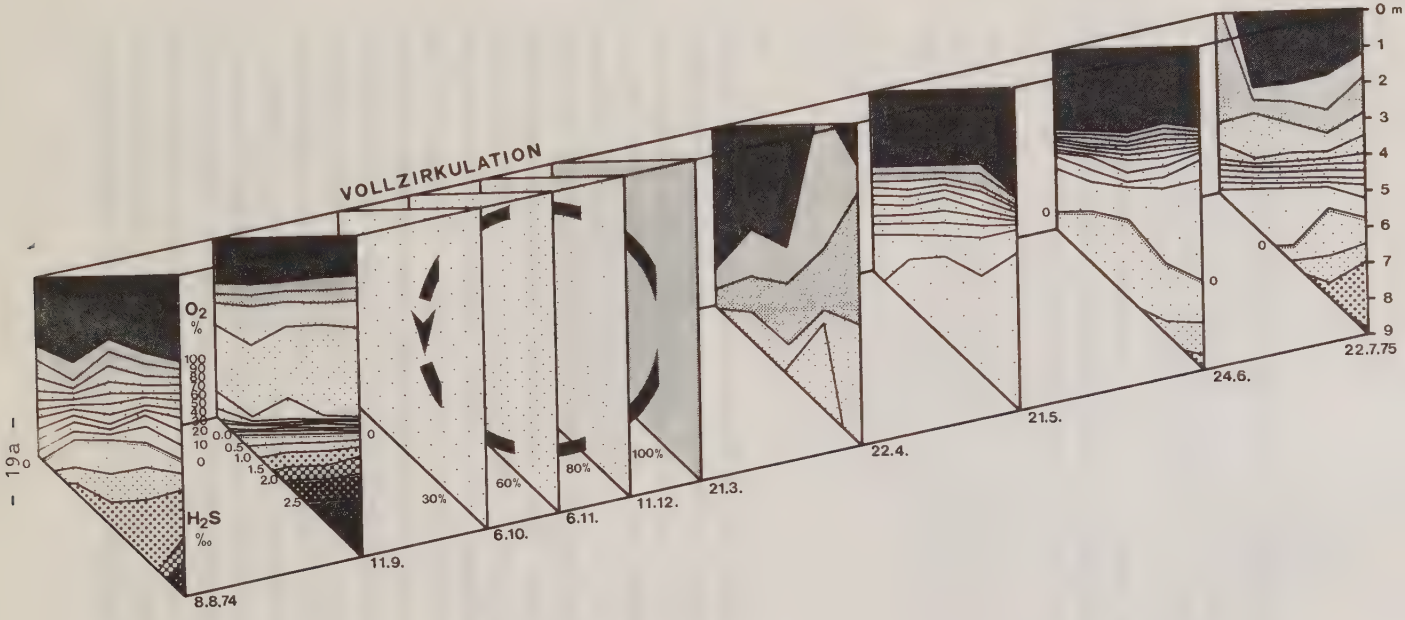

ABB. 5 JAHRESPERIODISCHER VERLAUF DER ISO-O_2-UND H_2S-LINIEN IM HEILIGENSEE, HALBPROFIL 5 m-9 m

Heiligensee mitten in der Stagnationsphase. Die O_2-Abnahme mit der Tiefe erfolgt stetig ohne scharf ausgeprägte Sprungschicht. Unterhalb von 5 m Tiefe ist O_2 aufgezehrt und H_2S tritt auf mit steigender Konzentration. Im September ist der Höhepunkt der Stagnation erreicht. Die O_2-Sprungschicht liegt zwar etwas tiefer bei 6 m Tiefe, ist jedoch scharf ausgeprägt. Innerhalb eines Meters, zwischen 5 und 6 m Tiefe, sinkt die O_2-Sättigung von 60 % auf 0 % ab. Die H_2S-Zunahme unterhalb der Sprungschicht erfolgt zunächst sehr rasch und erreicht in Bodennähe Werte von fast 3‰ entsprechend 15 mg/l H_2S. Legt man den bis zur Sprungschicht vorhandenen O_2 auf das ganze Wasservolumen um, würde sich ein Mittelwert von etwa 50 % O_2-Sättigung ergeben. Nach der Vollzirkulation Anfang Oktober wurden im gesamten Wasserkörper aber nur O_2-Sättigungskonzentrationen von etwa 30 % gefunden. Diese starke O_2-Abnahme von 20 % ist nur durch die chemische Oxidation der hohen H_2S-Konzentrationen zu erklären. Einen Monat später im November steigt die Sättigung erst auf 60 %, einen weiteren Monat später auf 80 % an. Trotz starker Windeinwirkung in der Folgezeit des Zirkulationsbeginns scheint somit der Sättigungsanstieg durch O_2-Eintrag atmosphärischer Luft doch ein relativ langsamer Prozeß zu sein. Die O_2-Produktion der noch im Oktober beobachteten schwächeren Algenblüte scheint ebenfalls auf die O_2-Gesamtsituation keinen entscheidenden Einfluß gehabt zu haben. Zu bedenken ist jedoch, daß das Sediment ein großes Potential an reduzierendem Material darstellt und auch weiterhin während der Vollzirkulation O_2 zehrt. So wurden bis November, also 1 Monat nach Einsetzen der Vollzirkulation, in 8 und 9 m Tiefe Spuren von H_2S in der Kontaktzone Sediment/Wasser und in der oberen Sedimentschicht wahrgenommen (Geruchsprobe).

Von der Ausgangssituation im März 1975 mit 100 % O_2-Sättigung im gesamten See bis April machen sich die er-

sten Anzeichen einer O_2-Abnahme in der Tiefe als Folge absinkender organischer Substanz in der Abbauphase bemerkbar. Die stärkste Zehrung scheint sich dabei im Mittelteil des Sees zu vollziehen. Insgesamt zeigen die Isopleten starke Abweichungen vom horizontalen Verlauf. Im Mai nimmt der Sauerstoff mit der Tiefe weiter ab und erreicht in Bodennähe nur noch Sättigungswerte von 10 %. Zwischen Mai und Juni entwickelt sich bei starkem Temperaturanstieg die O_2-Zehrung sehr schnell. Schon oberhalb von 5 m Tiefe im Litoralbereich liegt die O_2-Sprungschicht, die sich jedoch mit zunehmender Tiefe in tiefere Wasserschichten bis 6,5 m Tiefe verlagert. In weiteren Untersuchungen muß dieser extreme Fall von Isopletenverlagerungen überprüft werden.

Unterhalb der O_2-Sprungschicht beginnt sofort die H_2S-Zone mit stetiger Konzentrationszunahme zum Boden hin. Bis Juli verbessert sich die O_2-Situation am Boden von 4,5 bis 6,5 m Tiefe etwas, dagegen nehmen die H_2S-Konzentrationen unterhalb der Sprungschicht weiter zu. Der weitere Verlauf wiederholt die bekannte Entwicklung fortschreitender O_2-Zehrung mit aufwärtswandernder Sprungschicht und wachsenden H_2S-Konzentrationen.

2.4 Schwefelwasserstoff

Die H_2S-Entwicklung im Jahresverlauf wurde, durch den Kausalzusammenhang mit der O_2-Situation bedingt, im wesentlichen schon im Kapitel 'Sauerstoff' besprochen.

Abb. 6 zeigt die O ‰ H_2S- bzw. die O % O_2-Isopleten im Untersuchungszeitraum.
Von Juni und Juli liegen Ergebnisse nur von der Station 9 m vor, die aber zur besseren Interpretation trotzdem mitaufgeführt sind. Im Juli 1974 schiebt sich die H_2S-Zone bis in 4,5 m zur Oberfläche vor. Die H_2S-Sättigung am Boden beträgt 2 ‰. Bis August verlagert sich

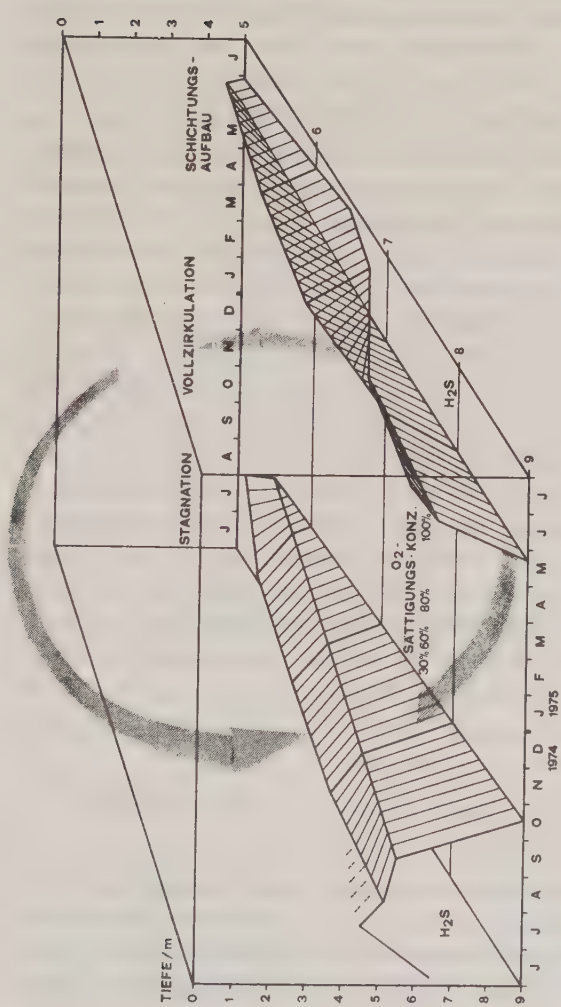

ABB. 6 JAHRESPERIODISCHER VERLAUF DER O% O_2- ISOPLETEN UND H_2S- ENTWICKLUNG IM HEILGENSEE 1974/75

die Sprungschicht etwas tiefer, während die H_2S-Sättigung am Boden auf 2,5 ‰ ansteigt. Von August bis September sinkt die Sprungschicht tiefer, so daß sich die O_2-Situation im Litoralbereich am Boden etwas verbessert. Andererseits steigen die Konzentrationen im Mittelteil des Sees über dem Sediment auf fast 3 ‰ Sättigung an. Das Zurückdrängen des H_2S aus dem Litoralbereich ist möglicherweise auf Oxidation durch O_2-Produktion des Phytoplanktons zurückzuführen.

Die Vollzirkulation im Oktober führt zur schon erwähnten Oxidation des H_2S mit resultierender O_2-Abnahme auf etwa 30 % Sättigung im gesamten Wasserkörper. Auf dem Sediment zwischen 7 - 9 m Tiefe war in der Folge ein weißer Belag zu beobachten, der vermutlich aus aeroben Schwefelbakterien bestand. H_2S-Geruch war in der Kontaktzone und an der Sedimentoberfläche bis November in 8 - 9 m Tiefe wahrnehmbar. Trotz Vollzirkulation und Anwesenheit relativ viel Phytoplanktons liegt die O_2-Sättigung im Dezember erst wieder bei 80 %.

Das erste H_2S nach der Vollzirkulation erscheint zwischen Ende Mai und Ende Juni und war weit litoralwärts vorgeschoben. In 9 m Tiefe erreicht die Sättigungskonzentration bereits mehr als 1 ‰. Bis Ende Juli weicht das H_2S zwar wieder aus dem Litoral zurück bis zu 7 m Tiefe, dafür steigt die Sprungschicht im Mittelteil des Sees um 1 m zur Oberfläche.

Zusammenfassend werden nochmals die wichtigsten Merkmale der H_2S-Entwicklung genannt:

1. Im Verlauf der Sommerstagnation nehmen die H_2S-Konzentrationen stetig zu.
2. Die höchsten Konzentrationen treten im tiefsten Teil des Sees auf, was sowohl Folge stärkerer Produktion und Sedimentation in diesem Teil als auch ablandiger Verfrachtung der Sedimente zur Seemitte sein kann.

3.0 DAS SEDIMENT

Da sich die Chaoboruslarven im Heiligensee im Verlauf ihres Lebenszyklus überwiegend im Sediment aufhalten, ist der folgende Abschnitt der Beschreibung der strukturellen und thermischen Eigenschaften des Sediments gewidmet.

In einer früheren Untersuchung (Franke 1973) wurde von demselben untersuchten Profil eine Sedimentanalyse in bezug auf Korngröße und Bestimmung der organischen Substanz und des Porenwassers ausführlich dargestellt und soll deshalb hier nicht mehr wiederholt werden. Im folgenden werden nur die im Zusammenhang mit den Chaoboruslarven wichtigen Parameter diskutiert.

Der für die sich in das Sediment eingrabenden Chaoboruslarven bedeutsame Parameter läßt sich als Weichheit des Sediments bzw. als der Widerstand, der sich der Larve beim Vorgang des Eingrabens entgegensetzt, charakterisieren. Zwischen Konsistenz des Sediments und Abundanzen besteht eine eindeutige Korrelation, auf die bereits BERG (1937), PARMA (1971) u. a. hingewiesen haben und die auch im Heiligensee festgestellt wurde (FRANKE 1973). Dieser Parameter läßt sich eindeutig quantitativ durch die Korngröße, das Verhältnis der Korngrößenfraktionen zueinander und den Anteil der organischen Substanz und des Porenwassers des Sediments beschreiben.

3.1 Korngröße

Mit zunehmender Tiefe verschiebt sich das Verhältnis der Korngrößenfraktionen zueinander von groben Fraktionen im Litoralbereich zu feinen Fraktionen in der Seemitte, bis bei etwa 8 m Tiefe fast nur noch eine Korngröße 63 u vorliegt. Eine entscheidende Zunahme dieser Fraktion ist aus Abb. 7 zwischen 5 und 6 m Tiefe

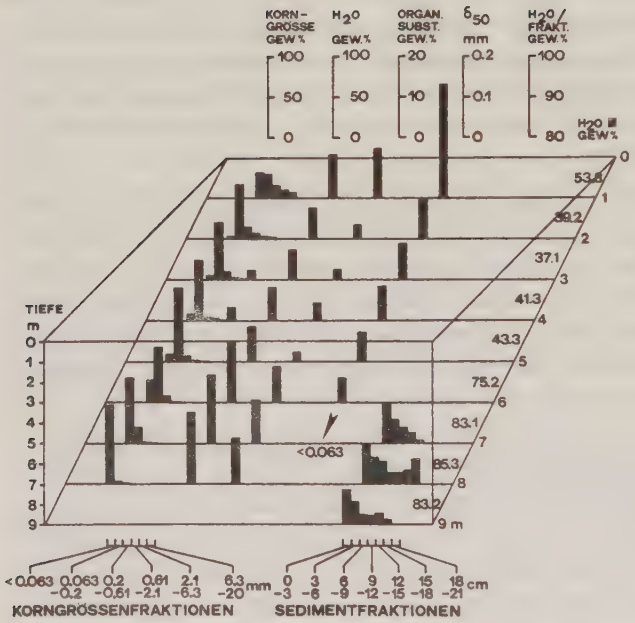

ABB. 7 KORNGRÖSSENFRAKTIONEN, MITTLERE KORNGRÖSSE δ_{50}, ORGANISCHE BESTANDTEILE UND PORENWASSERANTEIL DER SEDIMENTFRAKTIONENEN IN GEWICHTS-% IN ABHÄNGIGKEIT VON DER TIEFE IM HEILIGENSEE.

zu beobachten. Abgesehen von den wenigen Registrierungen benthischer Larven in 4 m Tiefe, beginnt in dieser Zonierung der eigentliche Lebensraum benthischer Chaoboruslarven im Heiligensee. Als wichtige abgeleitete Kenngröße für das Sediment wurde die mittlere Korngröße δ 50 aus den Summenhäufigkeiten der einzelnen Fraktionen in Abhängigkeit von der Tiefe errechnet, wobei δ 50 den Schnittpunkt der Summenhäufigkeitskurve mit einer Parallelen zur Abzisse bezeichnet, die auf der %-Achse durch den Wert 50 % geht. In Abb. 7 nimmt δ 50 zur Seemitte erst sehr stark, dann stetig ab und liegt unterhalb 6 m Tiefe unter 63 u.

Die Fraktion < 63 u setzt sich aus tonigen Bestandteilen und organischem Detritus neben einem geringen Anteil aus Kalkschlamm zusammen. Der organische Detritusanteil ist während der sommerlichen Stagnation wesentlich höher und geht erst nach der Vollzirkulation durch aeroben Abbau zurück.

Im oxidierten Zustand ohne die organischen Bestandteile hat das Sediment aus 9 m Tiefe im getrockneten Zustand eine hellgraue Farbe mit gelblichem Einschlag. Während der Sommerstagnation kommt es infolge starker Reduktionsvorgänge der organischen Substanz zur Bildung von tiefschwarzem Eisenmonosulfid.

3.2 Organischer Anteil

Abgesehen vom Anteil organischer Substanz grober Fraktionen im Litoralbereich bis 4 m Tiefe, verursacht durch Pflanzenteile wie Samen, Blätter, Zweige und Äste, nimmt mit zunehmender Tiefe der Anteil organischer Substanz feiner Fraktionen < 63 u zu, verursacht überwiegend durch absedimentiertes Phytoplankton. Aus Abb. 7 geht hervor, daß auch hier wieder zwischen 5 und 6 m

Tiefe die größte Zunahme zu verzeichnen ist. In 8 m Tiefe beträgt der Anteil etwa 11 Gewichts-%. Aufgrund des niedrigen spezifischen Gewichts dieser organischen Substanz verglichen beispielsweise mit den anorganischen Silten würde diese Menge einen beachtlichen Anteil in Volumen-% ausmachen. Während der Sommerstagnation besteht die oberste wässrige Sedimentschicht fast ausschließlich aus organischer Substanz planktischen Ursprungs.

3.3 Wassergehalt

In Verbindung mit kleinen Korngrößen und dem Anteil organischer Substanz vermittelt der Anteil des Porenwassers einen Eindruck von der Dichte und Zähigkeit des Sediments. Zwischen Porenwasser und organischer Substanz besteht eine enge positive Korrelation, die in Abb. 7 zum Ausdruck kommt. In dem Maß, wie der Anteil organischer Substanz bei abnehmender Korngröße mit der Tiefe zunimmt, steigt auch der Anteil des Porenwassers an. Demnach wird das Sediment in seiner Konsistenz weicher und elastischer.
Zur Ermittlung des Porenwasseranteils in Abhängigkeit von der Sedimenttiefe, wurde in Sedimentfraktionen in jeweils 3 cm-Intervallen der Sedimente von 7 - 9 m Tiefe im Dezember der Porenwasseranteil bestimmt. Die Ergebnisse sind ebenfalls in Abb. 7 dargestellt. In 7 m Tiefe ist im Sediment von 0 - 18 cm Tiefe eine Abnahme im Porenwassergehalt festzustellen, was einer zunehmenden Verdichtung des Sediments entspricht. Der durchschnittliche Wassergehalt beträgt 83 %. In 8 m Tiefe steigt nach anfänglicher Abnahme der Wasseranteil in 15 bis 21 cm Sedimenttiefe wieder an. Vermutlich bedingt durch sehr feine Fraktionen bedeutet dies eine erneute Abnahme der Dichte. Dieses Ergebnis war in einer Doppel-

bestimmung reproduzierbar. Unter den oben erwähnten Kriterien müßte dieses Sediment in 8 m Tiefe von Chaoboruslarven bevorzugt werden. Im Abschnitt über die benthische Phase der Larven wird dieser Befund weiter diskutiert. Bemerkenswert ist, daß in 9 m Tiefe wider Erwarten der Anteil des Porenwassers wieder zurückgeht. Zunächst erfolgt eine Abnahme in den ersten Fraktionen. Zwischen 12 und 15 cm Tiefe deutet sich auch hier wieder eine Zunahme an, der aber darauf eine weitere Abnahme folgt.
Zusammenfassend kann aus den Befunden geschlossen werden, daß das Sediment mit der Tiefe zunehmend weicher wird und damit den Larven beim Eingraben weniger Widerstand entgegensetzt. Dabei zeichnet sich besonders das Sediment in der 8 m-Zonierung durch eine bis 21 cm tief reichende weiche Konsistenz aus.

3.4 Betrachtung der Redoxvorgänge im Sediment

Aus den Ergebnissen von SÄRKKÄ und PAASIVIRTA (1971) und eigenen Messungen geht hervor, daß in der Regel die höchsten negativen Redoxpotentiale in der obersten Grenzschicht zwischen 0 und 3 cm im Sediment anzutreffen sind. Unterhalb von 5 cm Sedimenttiefe steigen die Potentiale wieder gegen 0 bzw. zu positiven Werten an. Nachfolgend einige Meßwerte der Redoxpotentiale der Sedimente im untersuchten Profil im Heiligensee vom August 1972, gemessen in etwa 10 cm Sedimenttiefe mit PORTAMESS 902 der Fa. KNICK:

Tiefe/m	Redoxpotential/mV
8,3	- 76
7,0	- 76
6,0	- 86
5,0	-106
4,0	-116
3,0	-116
1,5	- 21
0,5	- 71

Bemerkenswert ist, daß die negativen Redoxpotentiale mit steigendem Anteil organischer Substanz und zunehmend anaeroben Prozessen mit der Tiefe ab 4 m im Sediment wider Erwarten nicht weiter ansteigen, sondern vom Maximum in 3 und 4 m Tiefe zum Mittelteil des Sees in gleicher Sedimenttiefe wieder abnehmen. Das ist nur mit der zunehmenden Dichte der feinen Sedimentfraktionen mit der Tiefe zu erklären, die eine Isolation tieferer Sedimentschichten gegen den Wasserkörper zu bewirken scheint. Dafür spricht auch die zunehmende thermische Trägheit des Sediments mit der Tiefe und die Abnahme von H_2S (Geruch) im Sediment unterhalb der ersten cm.

Für sedimentbesiedelnde Organismen ist daher ein Aufenthalt unterhalb der ersten 5 cm mit wesentlich schwächeren anaeroben Prozessen verbunden als vergleichsweise in der Kontaktzone Wasser/Sediment oder selbst im Hypolimnion. Unter diesem Aspekt darf das Sediment in dieser Bodenzonierung für benthische Organismen als Schutzzone bezeichnet werden.
Im Kapitel über die benthische Phase der Chaoboruslarven wird dieser Befund weiter diskutiert.

3.5 Sedimenttemperatur

Im Jahresverlauf wurden neben Temperaturmessungen im Wasserkörper auch die Sedimenttemperaturen in 10 cm Sedimenttiefe an allen Stationen von 5 - 9 m Tiefe durchgeführt.
Obwohl man vielleicht nur geringfügige Abweichungen gegenüber der Wassertemperatur erwarten würde, zeigt das Sediment ein anderes thermisches Verhalten. In Abb. 8 sind die nach oben oder unten abweichenden Temperaturen des Sediments gegenüber dem Wasserkörper zeitlich-räumlich dargestellt. Die 0 °C-Isoplete ist als "Gewässerboden" dargestellt und bedeutet Temperaturgleichheit zwischen Sediment und Kontaktwasser. Die Meßtiefe im Sediment von 10 cm wurde im Hinblick auf die Häufigkeitsmaxima der Chaoboruslarven gewählt. Die Messung erfolgte mit einem Hg-Thermometer auf 0,1 °C genau in der Sedimentprobe im Bodengreifer, nachdem dieser schnell an die Oberfläche geholt und das überstehende Kontaktwasser abgesaugt wurde.

Im Juli/August 1974 war das Sediment gegenüber dem Kontaktwasser wärmer mit einem positiven Gradienten von maximal 2 °C. Danach verringert sich der positive Gradient zunehmend, da sich die Erwärmung des Wassers in 9 m Tiefe trotz der thermischen Schichtung bemerkbar macht. Als Folge der Vollzirkulation Anfang Oktober steigt die Temperatur bodennaher Wasserschichten von 9° auf 12 °C, der das Sediment aufgrund seiner Dichte und thermischen Trägheit nur mit großer zeitlicher Verzögerung folgt. Der negative Gradient beträgt in 9 m Tiefe etwa 3 °C mit einer Abnahme bis 0,5 °C litoralwärts in 5 m Tiefe. Während das Sediment in 9 m Tiefe erst Mitte Oktober seine größte negative Abweichung zeigt, schwindet im Litoralbereich aufgrund stärkerer Abkühlung schon ab Mitte September der negative Gradient. Temperaturgleichheit herrscht infolgedessen im

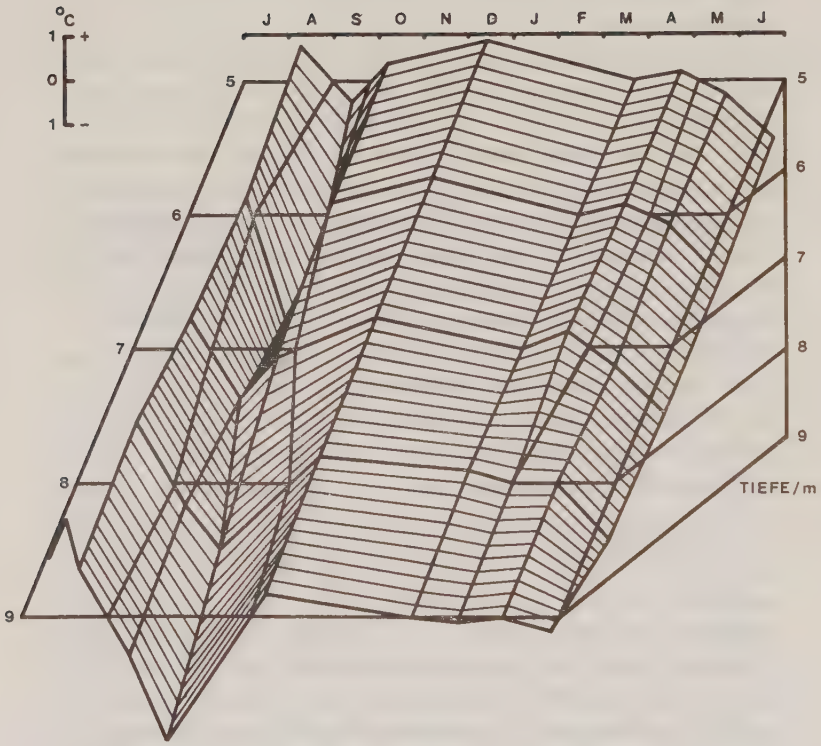

ABB. 8 JAHRESPERIODISCHE ABWEICHUNGEN DER SEDIMENTTEMPERATUR VON DER WASSERTEMPERATUR IM KONTAKTWASSER. HEILIGENSEE, HALBPROFIL 5m – 9m.

Litoral schon Ende September, während dies in 9 m Tiefe erst Anfang Dezember der Fall ist.
Aufgrund des sich stark abkühlenden Wassers in der Folgezeit resultiert für das Sediment eine relativ höhere Temperatur, die sich im gesamten Profil bis Ende März behaupten kann. Erst mit schneller Erwärmung auch bodennaher Wasserschichten bildet sich erneut ein negativer Gradient heraus.

Der sich im Juli/August vermutlich wiederholt einstellende positive Gradient zwischen Sediment und Wasser ist durch den im übrigen Zeitraum durch Trägheit der Sedimente bedingten Verlauf nicht erklärbar. Obwohl sich auch das Tiefenwasser im Verlauf der Stagnation langsam erwärmt, überholt die Sedimenttemperatur zwischen Juni und Juli die Wassertemperatur. Als eine mögliche Erklärung bietet sich die Annahme verstärkter Bakterientätigkeit mit resultierender Wärmeentwicklung an. Dieses Phänomen bedarf zur Klärung weiterer eingehender Freilanduntersuchungen und experimenteller Nachweise.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß das Sediment ein thermisch sehr träges Substrat darstellt im Gegensatz zum darüberstehenden Wasserkörper. Temperaturänderungen folgt es nur mit teilweise großer zeitlicher Verzögerung.

Im Juli/August und nach der Vollzirkulation bis zum März ist es relativ wärmer als der Wasserkörper. Die Redoxpotentiale der Sedimente in der untersuchten Tiefe sind während der in der Stagnationsphase im Hypolimnion stattfindenden anaeroben Prozesse relativ positiver als im Kontaktbereich Wasser/Sediment und selbst im Hypolimnion in bodennahen Wasserschichten.

Die thermische Dynamik der Sedimente scheint von allgemeiner Gültigkeit zu sein und zeigt vermutlich in allen Gewässern vergleichbarer Struktur einen ähnlichen Verlauf.

Für die Chaoboruslarven im täglichen Wechsel zwischen Sediment und Wasserkörper könnte dieser Befund von Bedeutung sein in bezug auf die beobachtete Reaktionsnorm im untersuchten Heiligensee.

4.0 DIE LARVEN UND PUPPEN VON CHAOBORUS FLAVICANS MEIGEN

Die Bestimmung der Chaoborusart, die als einzige im Heiligensee vorkommt, erfolgte nach den Beschreibungen von PEUS (1934), PARMA (1969) und SAETHER (1967, 1970).

Für die Unterscheidung der 4 Larvalstadien wurde die statistische Untersuchung von PARMA (1971) zugrunde gelegt.

Nach folgenden Kriterien konnte die Art sicher als Chaoborus flavicans MEIGEN identifiziert werden:
(n = 37 Larven des 4. Stadiums vom 19.5.74, Heiligensee)

	Körperlänge/ mm	Kopfkapsel- länge/u	Mandibel- borsten	Schwanzfächer- borsten
Bereich	9.2 - 12.3	1030-1200	10 - 12	21 - 27
Ø		1158	10.97	23.6
Ø PARMA (1969)		1207	11.9	23.7

Zwischen den Populationen verschiedener Gewässer werden Schwankungen der untersuchten Parameter von mehreren Autoren bestätigt. Trotz der Abweichungen bei der Kopfkapsellänge und bei der Anzahl der Mandibelborsten ist die statistische Abgrenzung gegen andere Chaoborusarten gesichert.

Abb. 9 zeigt die 4 Larvalstadien und die Puppen von Chaoborus flavicans.
Die ersten 3 Stadien und die Larven im frühen 4. Stadium bleiben auch im formolfixierten (4 %) Zustand transparent. Mit zunehmendem Alter, etwa ab einer Länge von 10 mm aufwärts, werden fixierte Larven zunehmend milchig opak. Dieser Umstand hilft bei der Altersbestimmung in der Zeit der Ablösung der Generationen, in der sowohl adulte 4. Larven der vorigen Generation als auch schon wieder schnell herangewachsene 4. Larven der neuen Generation in der gleichen Länge zusammen auftreten.

ABB. 9 LARVENSTADIEN UND PUPPEN VON CHAOBORUS FLAVICANS UND DEREN ABKÜRZUNGEN IM TEXT. HEILIGENSEE 1974.

Mit zunehmendem Wachstum der 4. Larvalstadien beginnt, als Vorbereitung zur Metamorphose, der Thorax anzuschwellen. Im letzten Abschnitt des 4. Larvalstadiums werden die Thorakalhörner der zukünftigen Puppe angelegt.

Durch diese Merkmale ist eine Abgrenzung der Entwicklungsstufen möglich.

Wie später ausgeführt wird, manifestieren sich diese Unterschiede auch stoffwechselphysiologisch. So ist für einige Zusammenhänge folgende Differenzierung der Larven des 4. Stadiums vorgenommen worden:
Junge 4. Larven (Abk. L4): Länge bis rd. 10 mm, im fixierten Zustand transparent wie die vorigen Stadien.
Heranwachsende adulte 4. Larven (Abk. AL): Länge von rd. 10 - 12 mm, zunehmende Trübung im fixierten Zustand.
Vorpuppenstadien (Abk. VP): Länge von rd. 11 - 13,5 mm, Larven im fixierten Zustand milchig trübe, Tracheenblasen nur schwach durchscheinend, Thorakalhörner schon in der Anlage gut erkennbar.

4.1 Biometrische Untersuchungen

4.1.0 Längenmessungen

Von allen im Untersuchungszeitraum gesammelten Larven wurden Längenmessungen durchgeführt. Die mehr oder weniger ausgestreckten fixierten Larven wurden in einer Petrischale über Millimeterpapier unter dem Binokular auf 0,1 mm interpolierend gemessen.
Meßstrecke war die Distanz zwischen Antennenansatz und Analkiemen. Für einen Vergleich der Längenfrequenzen erfolgte die Klasseneinteilung für jedes Stadium in 0,2 mm-Intervallen. Für jedes Stadium wurde in Abhängigkeit von den zeitlich-räumlichen Verteilungsmustern der Mittelwert berechnet. Es wurde vorausgesetzt,

daß fixiertes Material im Mittel gleichen Schrumpfungsprozessen unterliegt. Folgende Längenbereiche wurden für die 4 Stadien gefunden:

Stadium	Länge min./mm	Länge max./mm	Überlappungsbereich/mm
L 1	1,4	3,2	
L 2	2,8	5,6	0,4
L 3	4,7	8,6	0,9
L 4	7,2	13,2	1,4

4.1.1 Kopfkapsel

Die Messung der Kopfkapsellänge ist das sicherste Kriterium zur Differenzierung der Stadien, da sie im Verlauf eines Stadiums unveränderlich ist und sich erst bei der nächsten Häutung sprunghaft vergrößert (PARMA 1971).

Mit einiger Übung kann man die Stadien auch ohne Messung sicher einordnen.

Stadium	Kopfkapsellänge/µ min./max.	Ø	s	n
L 1	190 - 250	226,8	10,99	30
L 2	350 - 430	407,8	18,52	30
L 3	620 - 760	715,0	32,02	30
L 4	1050 - 1220	1158,0	46,72	30

4.1.2 Augengröße

Zur Altersbestimmung hat sich trotz der großen Streuung die Augengröße als zusätzliches Kriterium als nützlich erwiesen. Die Stadien 1 und 2 haben Punktaugen. Am Ende des 2. Stadiums werden neben den Punktaugen große Komplexaugen angelegt. Die Punktaugen bleiben daneben wei-

ter erhalten, wachsen aber bei den nächsten Häutungen nicht mehr weiter. Meßgrößen waren der Durchmesser der Punktaugen bzw. die maximale Augenhöhe der Komplexaugen. Aus Abb. 10 ist das Wachstum der Augen aller Larvalstadien und Puppen zu ersehen.

Ein Vergleich zwischen der Zunahme der Körperoberfläche und der Augengröße zeigt eine stark negative Allometrie bei den Stadien 1 und 2. Mit Anlage des Komplexauges nimmt die Augengröße sprunghaft zu. Im Verlauf des 3. und 4. Stadiums wächst das Komplexauge genau isometrisch mit der Körperoberfläche. Der Übergang zwischen 3. und 4. Stadium ist fließend. Mit der Metamorphose zum Puppenstadium ist eine erneute Größenzunahme verbunden. Die Augengröße der Puppen unterliegt großen Schwankungen, zeigt aber keine Korrelation zur Länge oder zum Geschlecht der Puppen. Mit dem Allometrieumschlag von negativer Allometrie zur Isometrie beim Wechsel vom 2. zum 3. Stadium geht im Verlauf des Wachstums ein kontinuierliches Absinken der Larven und eine größere Wanderungsamplitude einher. Ebenfalls schlägt die positive Phototaxis bei den ersten 2 Stadien in eine negative Phototaxis um, was mit der Anlage des Komplexauges zusammenfällt (DUHR 1955).

4.2 Volumetrische Untersuchungen

4.2.0 Körpervolumen

Methode: Die Bestimmung der Körper- und Tracheenblasen- bzw. Thorakalhörnervolumina der 4 Larvalstadien und Puppen wurden durch Messung des Verdrängungsvolumens in Mikrokapillaren vorgenommen. Diese bestanden aus über der Flamme ausgezogenen Glasröhrchen, deren Durchmesser den untersuchten Larven- bzw. Tracheenblasendurchmessern angepaßt waren. Das untersuchte Objekt wurde unter dem Binokular in die Kapillare eingeführt und die Verän-

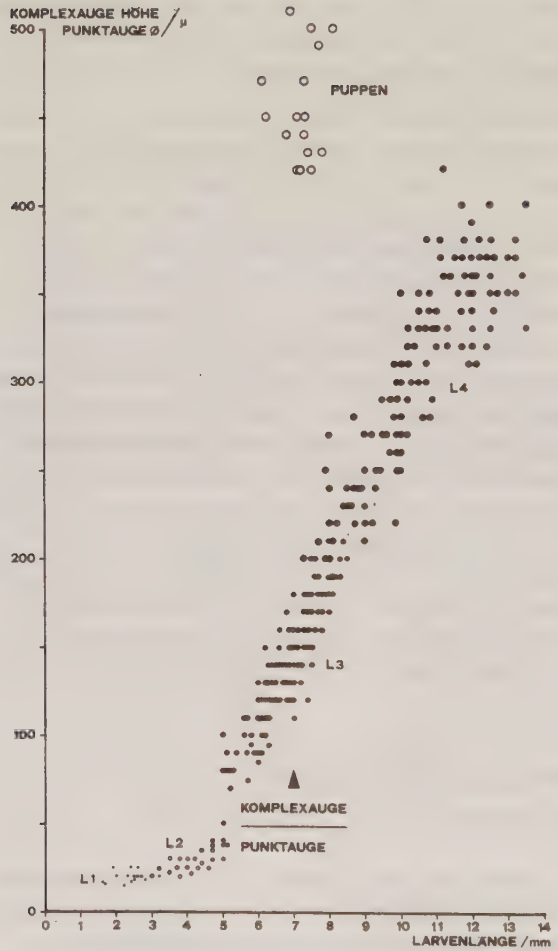

ABB.10 WACHSTUMSALLOMETRIEN ZWISCHEN LÄNGE UND AUGENGRÖSSE BEI LARVEN UND PUPPEN VON CHAOBORUS FLAVICANS.

derung des Meniskus mit dem Okularmikrometer gemessen. Aus der Volumenzunahme in der Kapillare wurde das betreffende Volumen errechnet.
Ergebnisse: In Abb. 11 sind die Körpervolumina der Larvalstadien 2-4 aufgetragen. Das 4. Stadium ist in Abhängigkeit von der Entwicklungsstufe als Junglarven L4, adulte Larven AL und Vorpuppen VP differenziert aufgetragen worden. Die größte Volumenzunahme tritt im 2. Stadium auf. Vom 2. zum 3. Stadium tritt ein deutlicher Allometrieumschlag mit stärkerem Längenzuwachs auf, der bis zum frühen 4. Stadium anhält. Mit fortschreitendem Wachstum, besonders in der Vorbereitungsphase zur Verpuppung, nimmt das Volumenwachstum wieder stärker zu.
Dieser wechselnde Wachstumsverlauf hat für die Larven in hydrodynamischer und energetischer Hinsicht Konsequenzen, die später in einem anderen Zusammenhang diskutiert werden.

4.2.1 Tracheenblasen

Die Tracheenblasen sind paarige, ovale bis nierenförmige Blasen, die im Thorakalsegment und 7. Abdominalsegment angeordnet sind und als Reste eines ursprünglich offenen Tracheensystems gedeutet werden. Sie erfüllen eine zweifache Funktion. Primär stehen sie im Dienst der Respiration, indem sie O_2 und andere Gase aufnehmen, speichern und abgeben. Darüber hinaus dienen sie als hydrostatisches Organ und ermöglichen durch Kompensation des Gewichts das Schweben und, als weitere Anpassung an spezielle Umweltbedingungen, vertikale Wanderungen von teilweise beträchtlichem Umfang (Amplituden bis zu 80 m, LEWIS 1975).

Um mehr über die Bedeutung der Tracheenblasen als hydrostatisches Organ und über das Wachstum bei den 4

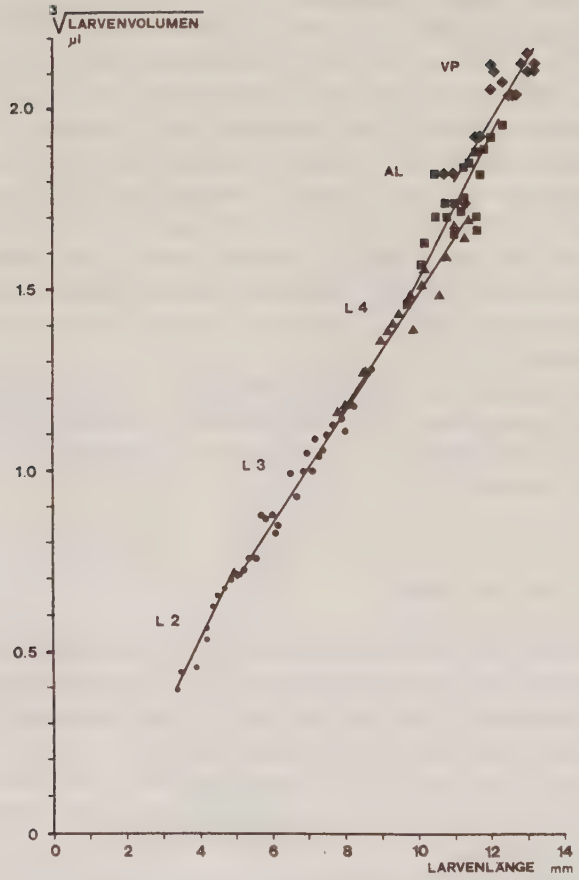

ABB. 11 WACHSTUMSALLOMETRIEN ZWISCHEN KÖRPERLÄNGE UND KÖRPERVOLUMEN DER LARVALSTADIEN L2 – L4, ADULTER LARVEN AL UND VORPUPPEN VP VON CHAOBORUS FLAVICANS.

Larvalstadien zu erfahren, wurden neben den Messungen der Körpervolumina auch die Volumina der Tracheenblasen der Larven und der Thorakalhörner der Puppen gemessen.

Unbeschädigte und mit Gas gefüllte vordere und hintere Tracheenblasen der für die Körpervolumenbestimmungen herangezogenen fixierten Larven unterschiedlicher Länge wurden herauspräpariert und in wassergefüllte Mikrokapillaren eingeführt. Aus der Verdrängung wurden ebenfalls die Volumina berechnet. Gleichzeitig wurden die Durchmesser der vorderen und hinteren Tracheenblasen gemessen.
Die nachfolgende Tabelle zeigt zunächst die Ergebnisse der Messungen der Tracheenblasendurchmesser bei den 4 Stadien, gemessen im Mittelteil bei maximalem Durchmesser:

Durchmesser der Tracheenblasen in u in Abhängigkeit vom Stadium:

	L 1		L 2		L 3		L 4	
	v.	h.	v.	h.	v.	h.	v.	h.
	56,25	46,0	97,5	83,75	166,88	141,8	270	240
n =	4	4	4	4	8	8	1	1
s =	1,01	0	2,6	3,03	4,28	3,38	-	-

v: vordere Tracheenblasen
h: hintere Tracheenblasen

Unter der Voraussetzung, daß sich die Volumenänderung der Körperteile der Larven durch den Fixierungsvorgang bei allen Stadien gleichartig auswirkt und deshalb vergleichbar ist, lassen sich folgende Schlüsse ableiten: Die Durchmesser der Tracheenblasen bleiben im Verlauf eines Larvenstadiums konstant bei sehr geringen Standardabweichungen, wobei die Durchmesser der vorderen Tracheenblasen größer sind im ungefähren Verhältnis von 1 : 0,85.

Die Durchmesser der vorderen und hinteren Tracheenblasen nehmen bei jeder Häutung um rund 58 % zu. Bei zunächst etwa gleicher Länge der neuen Tracheenblasen bedeutet das eine Volumenzunahme von mindestens 200 % bei jeder Häutung. Interessant dabei ist, daß die neuen Tracheenblasen um die alten herum gebildet werden, bevor die Häutung stattfindet, und diese auch nach der Häutung noch einige Zeit in den neuen erhalten bleiben. Häufig wurden bei Häutungsstadien des fixierten Materials neue und alte Tracheenblasen ineinandergeschachtelt gefunden.

In Abb. 12 wurden zur Ermittlung der allometrischen Beziehungen zwischen Wachstum des Körpervolumens und des Tracheenblasenvolumens (Summe der Volumina der 4 Tracheenblasen bei Larven bzw. der 2 Thorakalhörner bei Puppen) die Meßwerte für die 4 Larvalstadien und Puppen logarithmisch aufgetragen und daraus graphisch die Regressionsgerade interpoliert. Bei dieser Darstellung bedeutet der Anstieg (a) von 45° (tan = 1) isometrisches Wachstum der untersuchten Parameter, bezogen auf die logarithmierte Allometriegleichung: $\log y = a \log x + \log b$.

Ergebnisse:

Im 1. Stadium zeigen die Tracheenblasen die stärkste negative Allometrie ($a = 0{,}53$), die sich im 2. Stadium etwas verringert ($a = 0{,}65$). Die Volumenzunahme der Tracheenblasen erfolgt sprunghaft. Bei der Häutung vom 2. zum 3. Stadium schlägt die negative Allometrie der Tracheenblasen in eine positive Allometrie um ($a = 1{,}11$). Eine sprunghafte Zunahme des Tracheenblasenvolumens wie bei der vorigen Häutung ist durch die Streuung der Werte nicht signifikant. Beim Wechsel vom 3. zum 4. Stadium nimmt die positive Allometrie der Tracheenblasen weiter zu, obwohl in der Anfangsphase eine stärkere Körpervolumenzunahme vorzuliegen scheint. Innerhalb ei-

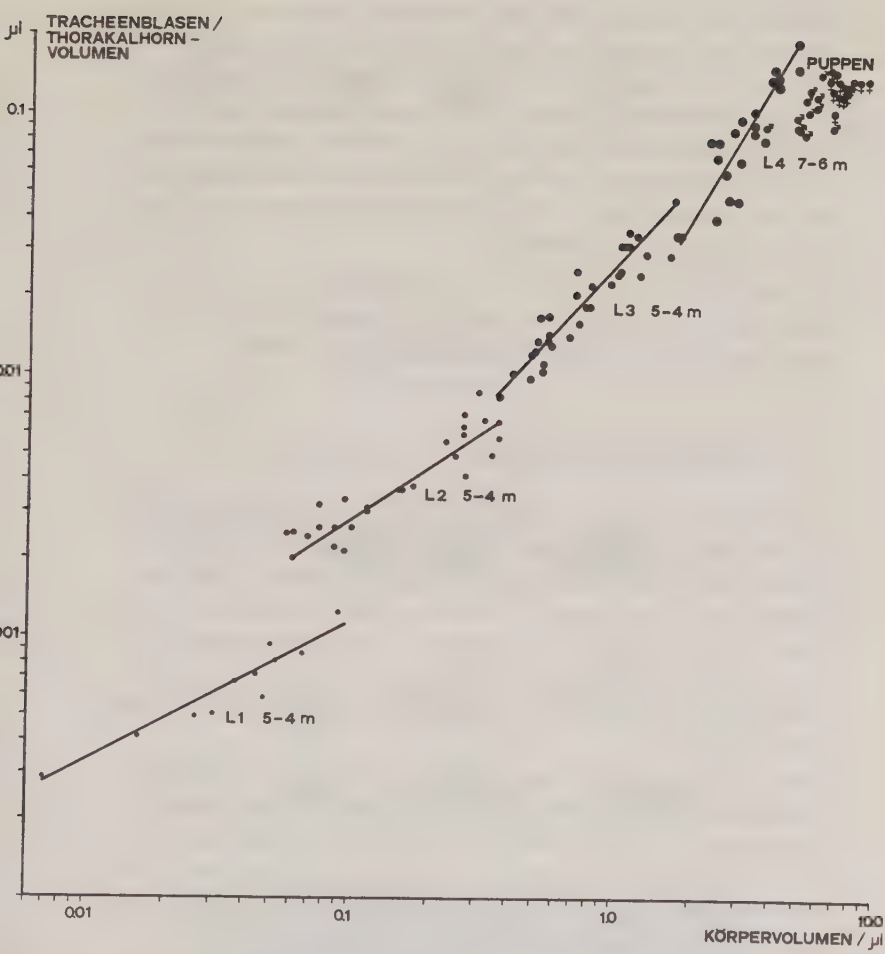

ABB. 12 WACHSTUMSALLOMETRIEN DER KÖRPER- UND TRACHEENBLASEN- BZW. THORAKALHORN-VOLUMINA BEI LARVEN UND PUPPEN VON CHAOBORUS FLAVICANS. JEDER PUNKT REPRÄSENTIERT EINEN MESSWERT. L1-L4: LARVEN DES 1.-4. STADIUMS.

nes Stadiums wachsen die Tracheenblasenvolumina zwischen 300 % und 400 %.

Bei der Beurteilung des nun folgenden Wechsels zwischen Larven- und Puppenstadium muß berücksichtigt werden, daß nun die Thorakalhörner die Funktion der Tracheenblasen als hydrostatisches Organ übernommen haben. Bei der Verteilungsellipse ist nur eine schwache isometrische Beziehung erkennbar. Einer geringen Körpervolumenzunahme bei den Puppen steht eine Abnahme des Volumens bei den Thorakalhörnern gegenüber.

Zur weiteren Diskussion dieser Ergebnisse und der Konsequenzen soll im Hinblick auf das Schwebeverhalten noch eine weitere Untersuchung vorangestellt werden.

4.3 Längen-Gewichts-Relationen

Im Gegensatz zu den relativ klaren Beziehungen zwischen Larvenlänge und Larvenvolumen zeigen Meßwerte des Trokkengewichts (Methode im biochemischen Teil) gegen die Länge aufgetragen beim 4. Larvenstadium im Bereich mittlerer Längen größere Abweichungen. Zur Veranschaulichung dieses Zusammenhangs wird ein Befund aus natürlichen Verteilungsmustern benthischer Larven vom 8.11.1974 herangezogen.
Abb. 13 zeigt benthische Larven in zeitlich wechselnden Verteilungsmustern und deren Häufigkeiten und Längenfrequenzen. In Teilabbildung E ist zusammengefaßt die Längen-Gewichts-Relation der Larven in Abhängigkeit von der Sedimenttiefe und die Längenfrequenzen für drei verschiedene Zeiten aufgetragen.

Um 15:00 liegt eine maximale Häufigkeit im Sediment vor. Die Längenfrequenzen sind annähernd normalverteilt. Bei Betrachtung der Trockengewichte und der Länge fällt eine klare lineare Beziehung zwischen beiden Größen auf.

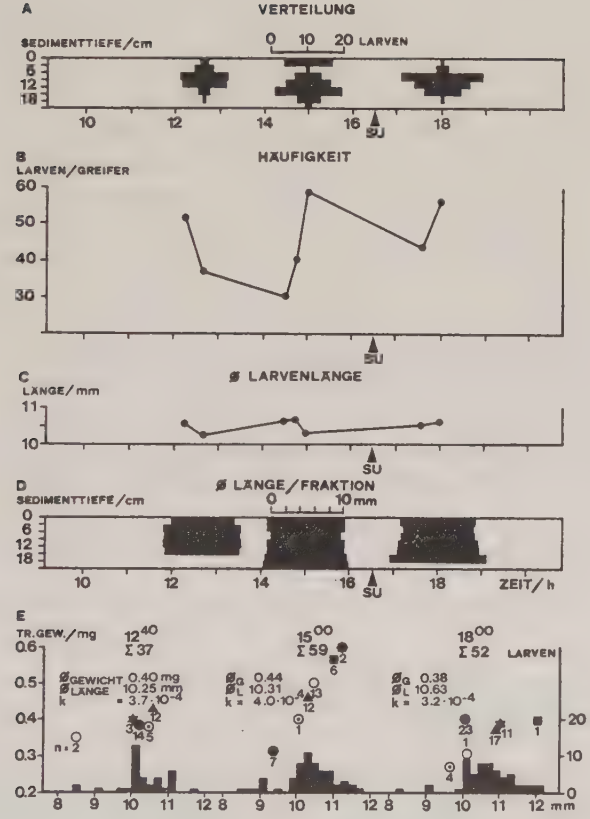

ABB. 13 RHYTHMUS BENTHISCHER CHAOBORUSLARVEN AM 8.11.74, HEI – LIGENSEE, 8,5 m TIEFE. A: VERTEILUNG DER LARVEN IM SEDIMENT. B: DEREN TAGESPERIODISCHE HÄUFIGKEIT. C: Ø LARVENLÄNGE/GREIFER. D: Ø LÄNGE PRO FRAKTION. E. LÄNGEN/GEWICHTS- KORRELATION UND LÄNGENFREQUENZ. k = TROCKENGEWICHT · LÄNGE $^{-3}$. SYMBOLE DER SEDIMENTFRAKTIONEN: ○ 0-3, ⊙ 3-6, ● 6-9, ▲ 9-12, ✱ 12-15, ■ 15-18, ● 18-21 cm. SU: SONNENUNTERGANG. n = ZAHL DER LARVEN / FRAKTION.

Aus den Mittelwerten der Länge und des Trockengewichts läßt sich ein Faktor k aus dem Quotienten Trockengewicht/Länge^3 errechnen, der man als Maß für die Korpulenz betrachten kann. Die Streuungen sind dabei nicht berücksichtigt. Im vorliegenden Fall beträgt $k = 4,0 \times 10^{-4}$. Bei Betrachtung der Verteilungen um 12:40 und 18:00 zeigen sich Abweichungen in der Häufigkeit und den Längenfrequenzen. Im ersteren Fall fehlen hauptsächlich mittlere und größere Längen ab 11 mm, $k = 3,7 \times 10^{-4}$. Im zweiten Fall sind mittlere und größere Larven bis 12 mm vertreten, und die durchschnittliche Länge hat zugenommen (10,63 mm), aber das Trockengewicht hat sich verringert mit resultierendem $k = 3,2 \times 10^{-4}$. Im mittleren Längenbereich scheinen demnach größe Unterschiede zwischen Länge und Trockengewicht vorzuliegen. Im vorliegenden Fall hat ein Teil Larven mittlerer Länge, aber mit relativ hohem Gewicht das Sediment verlassen und die nächtliche Wanderung angetreten. Dieses Phänomen wurde oft beobachtet und wird im biochemischen Teil im Zusammenhang mit der Wanderung noch häufiger erwähnt.

4.4. Untersuchung zur Sinkgeschwindigkeit der Larvalstadien

Um über die kompensierende Wirkung der Tracheenblasen als hydrostatisches Organ eine Aussage zu erhalten, war eine Untersuchung über die Auswirkung der Schwerkraft in Abhängigkeit vom Formwiderstand notwendig.

Fixierten Larven in gestreckter Körperhaltung wurden die Tracheenblasen herauspräpariert. Die Öffnung verschloß sich aufgrund der Elastizität der Körperwand, so daß keine Abweichung vom ursprünglichen Volumen erkennbar war und die Sinkgeschwindigkeit nur vom spezifischen Gewicht und vom Formwiderstand abhängig war.

Larven der Stadien 1-4 wurden in waagrechter Körperhaltung in ein Gefäß mit Wasser bei 20 °C eingesetzt und die Sinkgeschwindigkeit auf einer Strecke von 26,5 cm gemessen. Die Sinkgeschwindigkeit in cm/sec. wurde gegen die Länge aufgetragen und zusammen mit dem Ergebnissen der Wachstumsallometrien der Tracheenblasenvolumina und Körpervolumina neben natürlichen vertikalen Verteilungsmustern der Larvalstadien 1-4 vom 31.8. in Heiligensee in Abb. 14 dargestellt. Zur besseren Vergleichbarkeit wurde die Ordinate der Tracheenblasenvolumina in der Darstellung der Wachstumsallometrien im Vorzeichen geändert.

Ferner wurden in den Darstellungen der Wachstumsallometrien und der Sinkgeschwindigkeit die Abszissen und Ordinaten numerisch so geteilt, daß für beide Funktionen vergleichbare Anstiege resultieren. Alle Ergebnisse stammen von Larven aus der natürlichen Verteilung vom 31.8.1974.

4.4.0 Modellvorstellung zum Schwebeverhalten der Larvalstadien

Aus der Abb. 14 ist zu ersehen, daß die Sinkgeschwindigkeiten der Larven und die positiven Allometrien des Tracheenblasenwachstums bei den 4 Larvalstadien etwa gleichsinnig zunehmen. Ein Vergleich der Anstiege für das jeweilige Larvenstadium zeigt jedoch, daß die Sinkgeschwindigkeit, besonders gegen Ende des 3. und 4. Stadiums, etwas stärker zunimmt als das Tracheenblasenvolumen.
Bei der Interpretation der Verteilungsmuster pelagischer Larven der 4 Stadien soll der Schwebevorgang, basierend auf diesem Befund, nur unter physikalischen Gesichtspunkten unter Ausschluß eines Energieaufwands für die Kompensation betrachtet werden, als wäre die Larve ein

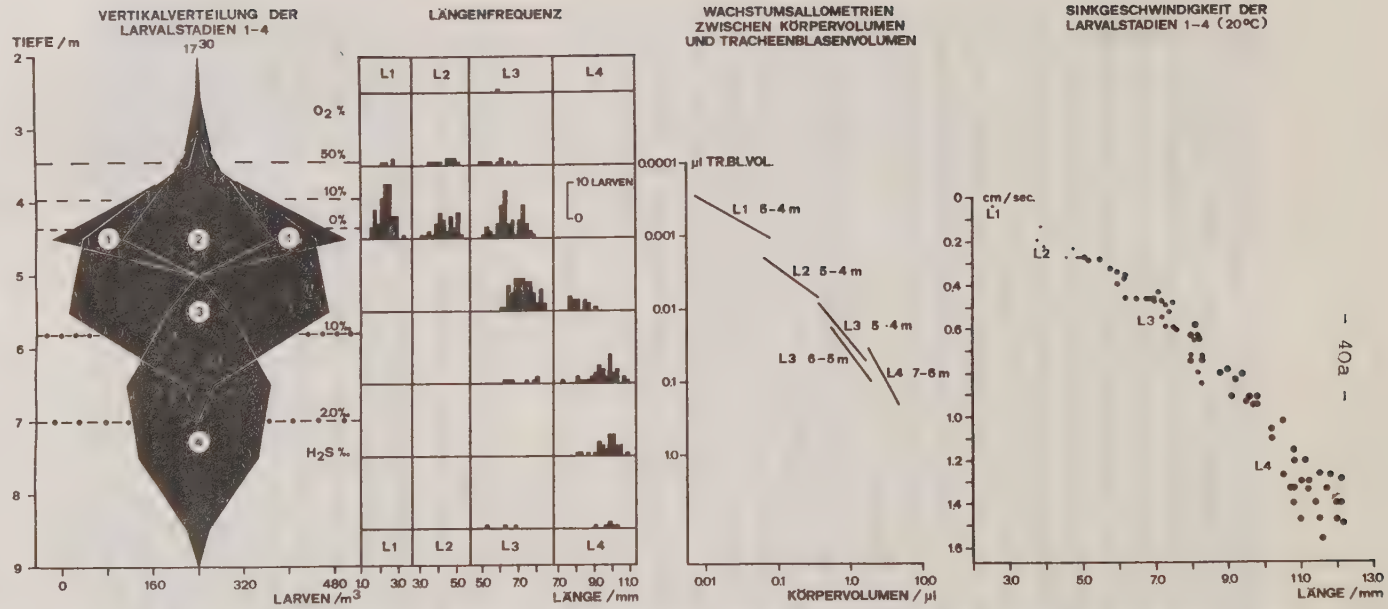

ABB. 14 ZUSAMMENHANG ZWISCHEN WACHSTUMSALLOMETRIEN DES KÖRPER-UND TRACHEENBLASENVOLUMENS UND REI – BUNGSWIDERSTAND BEI DEN VERTIKALVERTEILUNGSMUSTERN PELAGISCHER CHAOBORUS FLAVICANS LARVEN DER STADIEN 1-4. HEILIGENSEE, 9 m TIEFE, 31.8.1974 .

starrer Körper, auf den nur physikalische Kräfte einwirken.
Zur Überprüfung dieses Zusammenhangs an natürlichen Verhältnissen, wurden den Beziehungen zwischen Sinkgeschwindigkeit und Wachstumsallometrien Verteilungsmuster pelagischer Larven der Stadien 1-4 und deren Längenfrequenzen in graphisch vergleichbarer Form gegenübergestellt.

Beim Vergleich der vertikalen Verteilungshorizonte der Stadien 1 und 2 mit den Häufigkeitsmaxima zwischen 4 und 5 m Tiefe mit den Anstiegen der Sinkgeschwindigkeiten und der Tracheenblasenvolumina zeigt sich nur eine geringe Zunahme beider Größen, jedoch hat der absolute Betrag des Tracheenblasenvolumens bei der Häutung vom 1. zum 2. Stadium sprunghaft zugenommen. Die Tracheenblasenvolumina und die Sinkgeschwindigkeiten scheinen sich so zu kompensieren, daß für die Stadien 1 und 2 gleiche Tiefenhorizonte eingenommen werden. Das ändert sich im 3. Stadium mit dem Allometrieumschlag der Tracheenblasen von negativer zu positiver Allometrie, der jedoch im Wachstumsverlauf der Larven eine stärker zunehmende Sinkgeschwindigkeit gegenübersteht. Das vertikale Verteilungsbild zeigt ein großes Verteilungsspektrum zwischen 2 und 7 m mit dem Häufigkeitsmaximum in 5 m Tiefe unter Einschluß der Verteilungshorizonte des 1. und 2. Stadiums. Die Längenfrequenzen zeigen eine signifikante Längenzunahme mit der Tiefe.

Bei Zunahme des positiven allometrischen Wachstums der Tracheenblasen, jedoch stärkerer Zunahme der Sinkgeschwindigkeit zeigen Larven des 4. Stadiums ein Verteilungsspektrum zwischen 5 und 9 m mit dem Häufigkeitsmaximum zwischen 6 und 7 m Tiefe. Der vertikale Überlappungsbereich zwischen den Verteilungshorizonten des 3. und 4. Stadiums beträgt 2 m. Wie im 3. Stadium nimmt die durchschnittliche Länge der Larven mit der Tiefe zu.

Die relative Tiefeneinstellung der Larvalstadien zueinander läßt sich mit diesem Modell hinreichend erklären. Für die Beurteilung der absoluten Tiefeneinstellung müssen jedoch andere Parameter mitberücksichtigt werden. Beispielsweise bedeutet ein thermischer Gradient von 10 ^{o}C zwischen Epilimnion und Hypolimnion während der Sommerstagnation eine Abnahme der Viskosität mit der Tiefe im ungefähren Verhältnis von 1:0,8. Daraus resultiert für die Larven im kalten Hypolimnion verringerte Sinkgeschwindigkeit.
Von besonderer Bedeutung für die Tiefeneinstellung der Larven ist die O_2-Situation im Hinblick auf die Respiration und indirekt auf den Selektionsdruck durch Fischfraß.
Im vorliegenden Beispiel scheint es, als ob die O_2-Schichtung einen wesentlichen Einfluß auf die Vertikalverteilung aller Larvalstadien ausübt, wobei eine vertikale Limitierung nach oben und unten vorzuliegen scheint: Alle Stadien haben ihre Häufigkeitsmaxima in bzw. unterhalb der O % O_2-Isoplete. Trotz des offenbar hohen O_2-Bedarfs der ersten beiden Stadien (s. später) scheint schon für die ersten Stadien eine Besiedlung des Epilimnions durch Selektionsdruck bezüglich Fischfraß ausgeschlossen zu sein. Für späte Larven des 2. und junge Larven des 3. Stadiums scheint andererseits eine Limitierung nach unten, wahrscheinlich durch raschen Anstieg der H_2S-Konzentrationen, zu bestehen.

Mehr über die Bedeutung der O_2-Situation unter respiratorischen Aspekten soll später im Zusammenhang mit den Wanderungsamplituden und der O_2-Sättigung diskutiert werden.
Zum besseren Verständnis der bisherigen Ergebnisse und der für Chaoboruslarven typischen Wanderungen sollen im folgenden noch weitere Befunde und Ergebnisse anderer Autoren vorgestellt werden unter besonderer Berücksichtigung der Tracheenblasen als hydrostatisches Organ.

Zunächst soll kurz der Aufbau der Tracheenblasen besprochen werden, da aus ihm die Regulation des Tracheenblasenvolumens bei der Wanderung und die Wachstumsprozesse verständlich werden.

4.4.1 Literatur zum Bau und zur Funktion der Tracheenblasen

Bei der Zerstörung einer Tracheenblase bemerkt man unter dem Binokular schon bei schwacher Vergrößerung, daß die Tracheenblasenwand einer zusammengedrückten Spiralfeder gleicht. In elektronenmikroskopischen Aufnahmen von WEMHÖNER & WEBER (1974) ist ein dreischichtiger Aufbau der Tracheenblasenwand zu erkennen. Über der chitinigen Intima in ihrem spiraligen Aufbau liegt ein einschichtiges, stark innerviertes Epithel, dem kontraktile Pigmentzellen aufgelagert sind. TERAGUCHI (1975) zeigt in elektronenmikroskopischen Aufnahmen den Feinbau der Intima, die aus alternierenden bulbenförmig erweiterten Banden und glatten Banden aufgebaut ist. Die Banden verlaufen rechtwinklig zur Expansionsrichtung der Tracheenblasen. Er vermutet den Quellungsvorgang im Bereich dieser Banden, kann aber das theoretisch geforderte Protein nicht nachweisen. Der Abstand zwischen den Banden bei jungen Tracheenblasen ist etwa über die ganze Länge der Blase gleich dicht; bei älteren gebogenen Blasen nimmt er in der Mitte ab, so daß die Banden an den Enden der Blase gedrängter erscheinen. Aufgrund experimenteller Befunde scheinen Quellungs- und Schrumpfungsprozesse nur an den Enden der Tracheenblasen stattzufinden. Die Volumenänderungen bei Quellung und Wachstum sind bei konstantem Blasendurchmesser eindimensionale Wachstumsprozesse.

Aus Experimenten von KROGH (1911), FRANKENBERG (1915), DAMANT (1924) und TERAGUCHI (1975) ist bekannt, daß Chaoborus-

larven ihre Schwebefähigkeit durch Änderung des Tracheenblasenvolumens kontrollieren. KROGH (1911) sieht in den Tracheenblasen Ballastbehälter und postuliert eine Regulation durch Flüssigkeitsaufnahme bzw. -abgabe. FRANKENBERG (1915) beobachtet bei frisch geschlüpften Larven eine Füllung der Tracheenblasen mit Gas, ohne an die Oberfläche zu schwimmen, und leitet daraus eine Gassekretion ab. DAMANT (1924) wies die Regulation des Tracheenblasenvolumens allein durch Vergrößerung der Tracheenblasenwand nach und sieht im Gasaustausch einen sekundären passiven Vorgang durch Diffusion. Für eine Gassekretion findet er keinen Hinweis.
Schon KROGH (1911) war bekannt, daß die Tracheenblasenwand permeabel für alle Gase ist, wobei sich in den Blasen die gleichen Partialdrücke wie im umgebenden Medium einstellen. Eine Selektivität ließ sich nicht nachweisen. DAMANT (1924) findet beim Gaswechsel in den Tracheenblasen unterschiedliche Diffusionsgeschwindigkeiten, die aber Folge molekularer Eigenschaften und unterschiedlicher Löslichkeiten der Gase in Wasser sind und nicht die Lösungsgleichgewichte der Gase in den Tracheenblasen beeinflussen.

Durch Experimente zum Quellungs- und Schrumpfungsvermögen der Tracheenblasen findet er, daß eine Quellung bis zur maximalen Vergrößerung des Volumens von 122 %, eine Schrumpfung dagegen nur bis zur Verkleinerung des Volumens von 91 % möglich ist. Bei größerer Belastung der halbelastischen Tracheenblasen tritt irreversible Schädigung ein.
BARDENFLETH & EGE (1916) und BERG (1937) stellen fest, daß Tracheenblasenwände von Seeformen dicker sind als die von Teichformen und erklären damit die größeren Wanderungsamplituden.
DAMANT kann auch weiter nachweisen, daß der Quellungsvorgang wesentlich schneller abläuft als der Schrumpfungsvorgang und liefert damit einen Hinweis zum Ver-

ständnis unterschiedlicher Wanderungsgeschwindigkeiten.

Entscheidende Untersuchungen führte TERAGUCHI (1975) durch, in denen er experimentell die Reizauslösung zur Volumenänderung durch Wasserströmung nachweist. Er sieht in verschiedenen Schwimmhaaren die möglichen Strömungsrezeptoren. Unabhängig vom Druck beantwortet die Larve eine Strömung mit Änderung des Tracheenblasenvolumens in linearer Abhängigkeit. Während der Regulation ist dabei eine vorübergehende Plastizität der sonst halbstarren Tracheenblasenwände zu beobachten. Kurzfristige Gewichtsveränderungen z. B. durch Nahrungsaufnahme beantwortet die Larve durch kurzfristige reversible Expansion bzw. Kontraktion der Tracheenblasen. Dabei reagieren beide Blasenpaare zuerst gleichsinnig, bei einseitiger Belastung später asymmetrisch unabhängig.

Diese Kenntnisse einiger wichtiger Ergebnisse werden später bei der Diskussion der Wanderung zum Verständnis der Zusammenhänge beitragen helfen. Eine wichtige Schlußfolgerung soll jedoch schon vorweggenommen werden. Bezogen auf die vorher dargestellten Ergebnisse zur Ableitung des Schwebevermögens der Larven lassen nun die Kenntnisse des Expansions- und Kontraktionsvermögens der Tracheenblasen einen Zusammenhang mit dem unterschiedlichen Wanderungsvermögen der Larvalstadien erkennen. Erst durch die bei jedem Larvalstadium zunehmende positive Allometrie der Tracheenblasen wird bei gleichem Quellungs- bzw. Schrumpfungsvermögen eine prozentual größere Volumenzunahme erreicht, ohne die eine Aufwärts- bzw. Abwärtswanderung unter ökonomisch-energetischen Gesichtspunkten nicht denkbar ist.

5.0 ÖKOLOGISCHER TEIL

In diesem Teil sollen die Freilanddaten über die Larven von Chaoborus flavicans und das Zooplankton im Jahreszyklus dargestellt werden. Im Zusammenhang damit werden die Ergebnisse der hydrographischen, sedimentologischen und biometrischen Untersuchungen auf Korrelationen und Kausalzusammenhänge hin untersucht und diskutiert.

5.1 Methoden und Geräte

Zeitlich und räumlich parallel zu den hydrographischen Untersuchungen wurden Plankton- und Benthosproben genommen.
Da kommerzielle Geräte für die Probengewinnung nicht geeignet erschienen, wurden speziell für diese Untersuchung Geräte entworfen und konstruiert in Anpassung an die im Gewässer herrschenden Bedingungen und an die Fragestellung der bearbeiteten Probleme.

5.1.0 Senkschließnetz

Zur quantitativen Erfassung von Zooplankton und Chaoboruslarven erschien der Einsatz eines vertikal arbeitenden Planktonnetzes mit manuell zu bedienendem Verschlußmechanismus am geeignetsten. Folgende Anforderungen sollten erfüllt sein:

1. leichte und schnelle Bedienbarkeit, auch bei Dunkelheit, ohne zusätzlichen personellen Aufwand
2. flache Bauart zur Erfassung auch bodennaher Wasserschichten
3. optimales Verhältnis zwischen Netzfläche und größtmöglicher Öffnungsweite in bezug auf quantitative Erfassung der Larven trotz Fluchtreaktion bei möglichst geringem Staudruck.

Diese Anforderungen führten zum Bau des in Abb. 16 dargestellten Senkschließnetzes. Die Klappenöffnung beträgt ca. 0,4 x 0,4 m mit einer resultierenden Fläche von genau 0,156 m^2.

Das Netzmaterial besteht aus monofilem Perlon mit einer Maschenweite von 50 µ. Der Schließmechanismus wird über 2 Leinen betätigt, von denen die eine farblich verschieden ist, während die andere gut fühlbare (Dunkelheit!) Metallmarken im m-Abständen trägt. Die Bedienung erfolgt in der Weise, daß das geschlossene Netz an der Halteleine mit konstanter Geschwindigkeit von etwa 20 cm/sec in die gewünschte Tiefe gesenkt wird, dort etwa 20 - 30 sec. verharrt und darauf durch Zug an der anderen Leine geöffnet und gleichzeitig mit gleicher Geschwindigkeit durch die Wassersäule im gewünschten Intervall gezogen wird. Das Schließen erfolgt sinngemäß durch Zug an der anderen Leine, verbunden mit einem leichten Emporziehen von etwa 15 cm während des Schließvorgangs, um das dabei bedingte leichte Absinken zu kompensieren. Kontrollen mit geöffnetem Netz beim Emporholen ließen bei der ermittelten optimalen Zuggeschwindigkeit und reichem Planktonvorkommen im Sichtbereich der oberen Wasserschicht keinen wahrnehmbaren Staudruck erkennen.

Aufgrund der negativen Phototaxis der Chaoboruslarven und des Zooplanktons, die in Abb. 15 in einem Echogramm vom 25.6.1972 im Heiligensee um 23:00 demonstriert und aufgezeichnet wurde, erfolgte der nächtliche Einsatz des Netzes nur bei minimaler Helligkeit einer schwach eingestellten Petroleumlampe, um eine Tiefenänderung der Planktonhorizonte zu verhindern.

In der Regel wurden Serien von Planktonfängen in 1 m-Intervallen genommen mit zeitlich möglichst kleinen Verschiebungen zwischen bodennahen und Oberflächenproben.

Die Proben wurden, abgesehen von den Larven für biochemische Untersuchungen, mit 4 %igem Formol fixiert. Im

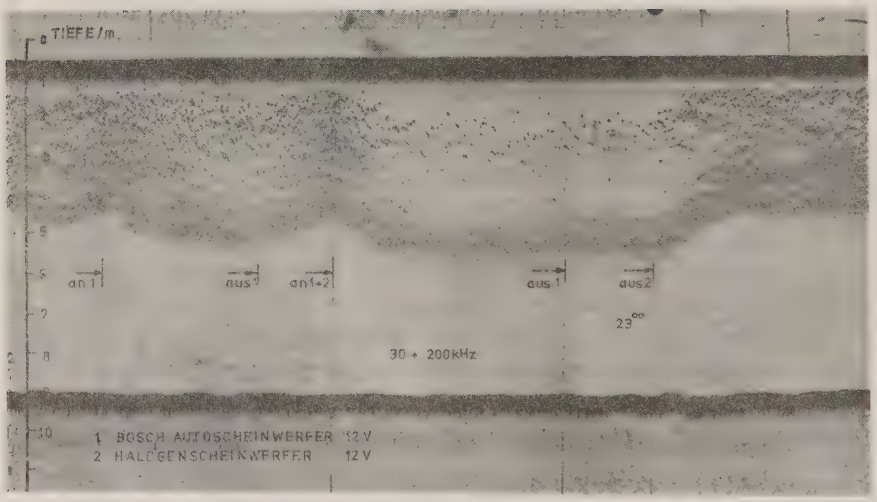

ABB. 15 ECHOGRAMM ZUR DEMONSTRATION DER NEGATIVEN PHOTOTAXIS BEI LARVEN VON CHAOBORUS FLAVICANS IM HEILIGENSEE AM 25.6.1972

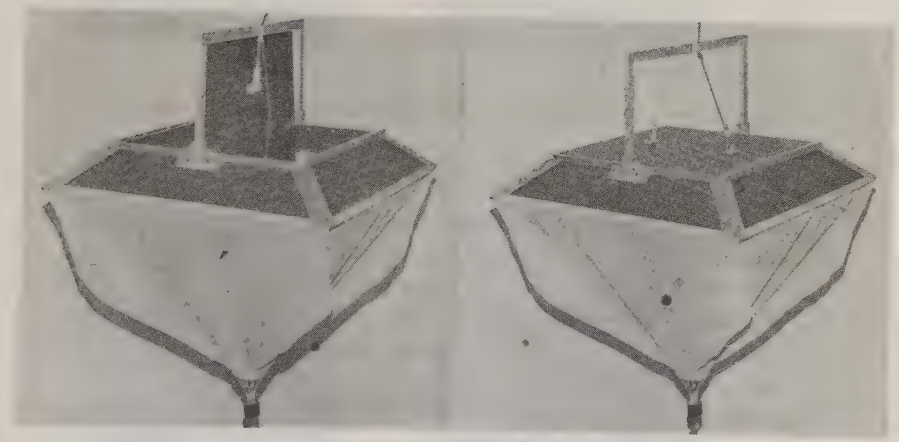

ABB. 16
SENKSCHLIESSNETZ , GEÖFFNET
NETZÖFFNUNG 1560 cm^2

SENKSCHLIESSNETZ , GESCHLOSSEN

Labor wurden die Larven quantitativ aus dem Zooplankton ausgelesen und weiterbehandelt.

5.1.1 Sedimentgreifersystem

Bei der beabsichtigten Untersuchung über rhythmische Aktivitäten der Chaoboruslarven im Sediment kam es hauptsächlich auf eine schnelle Fraktionierungsvorrichtung für beliebige Fraktionsstärken an. Gleichzeitig sollte eine Wassersäule zur Kontrolle des überstehenden Kontakt- und Bodenwassers bezüglich der Störung des Sediments bei der Probennahme und des Auftretens von Larven im Kontaktbereich miterfaßt werden.

Das in Abb. 17 vorgestellte Sedimentgreifersystem war das Ergebnis dieser Anforderungen und soll nachfolgend in seiner Funktionsweise kurz erläutert werden:

Bild 1 zeigt den geöffneten Greifer vor dem Einsatz. Die Höhe des Probenzylinders ist durch Austausch von verschieden hohen Zylindersegmenten variabel. Durch Hochschieben der oberen Verschlußdeckeleinheit entsteht ein Zwischenraum zur Aufnahme eines höheren Acrylglaszylinders. Der Verschlußdeckel öffnet und schließt sich von selbst durch den Wasserstrom bzw. durch das Eigengewicht. Nach der Probennahme wird nach Bild 2 unten in den Zylinder horizontal eine Trennscheibe eingeschoben. Die Greiferschaufeln werden geöffnet und der untere Verschlußdeckel mit Stempel an den unteren Teil des Zylinders mittels Bajonettverschluß angesetzt. Bild 3 zeigt das Einsetzen des Greifers in die Fraktionierungsvorrichtung. In Bild 4 hat der Stempel von unten den Sedimentkern gewünschter Höhe in einen oben aufgesetzten Zylinder mit innenseitiger cm-Markierung gedrückt. Nach Einschieben eines Trennblechs kann die Fraktion entfernt und weiterverarbeitet werden.
Durch einen neuartigen Auslösemechanismus dieses Sedi-

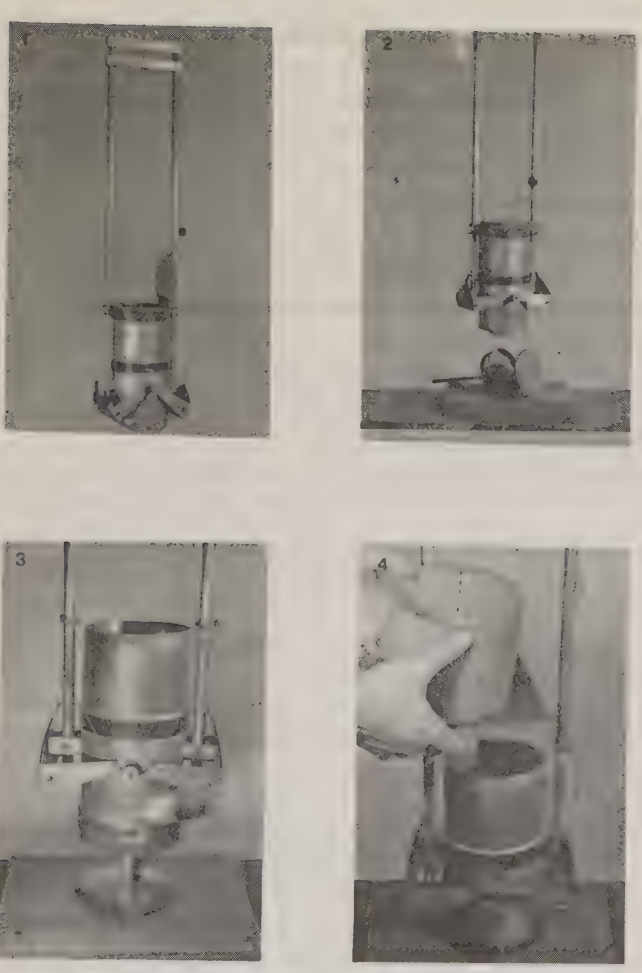

ABB. 17 SEDIMENTGREIFERSYSTEM UND FUNKTIONSWEISE

mentgreifers (im Druck) gestaltet sich die Handhabung sehr zeitsparend. Die Proben lassen sich in kurzen Zeitabständen nehmen und an Bord fraktionieren. Durch den Acrylglasaufsatz kann die Sedimentoberfläche auf Störung und das Kontaktwasser auf Anwesenheit von Larven hin kontrolliert werden.

Voruntersuchungen ergaben, daß mit Sedimentfraktionen in 3 cm-Intervallen ein befriedigender Kompromiß zwischen Zeitaufwand und Auflösungsvermögen der Verteilungsmuster gefunden wurde. Die Fraktionierung in 3 cm-Intervalle wurde deshalb in allen Untersuchungen beibehalten. Bei einer Gesamthöhe von 21 cm Sed. ergibt das 7 Fraktionen.
Das Sieben der Fraktionen wurde in einem Sieb mit 500 µ Maschenweite vorgenommen, was unter dem Zeitdruck eine Zeitersparnis bedeutete und im Hinblick auf mögliche Verluste beim Siebungsvorgang hinreichend fein genug war, wie Kontrollen ergaben. Die Fixierung erfolgte ebenfalls mit 4 %igem Formol.

5.2 Räumlich-zeitliche Verteilungsmuster des Zooplanktons

Durch vertikale Tages- und Nachtfänge in 1 m-Intervallen im Halbprofil von 5 - 9 m Tiefe im Jahresverlauf wurde ein Eindruck von der quantitativen räumlichen Verteilung des Zooplanktons gewonnen. Dabei kam es nicht so sehr auf das Artenspektrum, sondern auf die Erfassung horizontaler und vertikaler Gradienten im Hinblick auf die Nahrungsgrundlage für die Chaoboruslarven und auf die Orientierung bei den Wanderungen an. Auf die Arten soll hier nicht eingegangen werden. An Crustaceen treten in Abhängigkeit von der Jahreszeit verschiedene Cladoceren- und Copepodenarten in den Vordergrund (Diaphanosoma, Daphnia-Arten, Bosmina-Arten, Eudiaptomus, Cyclopiden. Im relativ kurzen Zeitraum von 2 Mona-

ten erscheint im Juli/August ein Massenauftreten von Leptodora kindtii.
Zur Abschätzung der Gesamtmenge an Zooplankton unter Ausschluß von Leptodora wurden formolfixierte Schließnetzproben aus 1 m-Intervallen in graduierte, nach unten konisch auslaufende 10 ml-Absetzgläser überführt, nachdem sie weitgehend durch vorsichtige Siebfraktionierung vom Phytoplankton getrennt waren.

Nach 10 Tagen wurde das Absetzvolumen des Zooplanktons gemessen.

Diese Methode erschien für die vorliegende Fragestellung hinreichend genau zu sein, da nur größere charakteristische Gradienten, besonders in der Horizontalverteilung, als mögliche Information für die Larven in Erwägung gezogen wurden.
Abb. 18 zeigt die Tagesverteilungen des Zooplanktons im Jahresverlauf. Die Vertikalverteilung des Zooplanktons spiegelt im wesentlichen die O_2-Verhältnisse im räumlich-zeitlichen Verlauf wider. Unterhalb der O % O_2-Isoplete (vgl. Abb. 9) nimmt während der Sommerstagnation die Häufigkeit sprunghaft ab. Im Hypolimnion ist trotz zunehmender H_2S-Konzentration mit der Tiefe noch geringes Vorkommen von Zooplankton zu beobachten, das überwiegend aus Cyclops besteht.

Anfang Oktober löst sich mit dem Einsetzen der Vollzirkulation der vertikale Gradient auf und die Verteilung zeigt eine quantitativ fast gleichförmige Verteilung in allen Wassertiefen. Allerdings macht sich jetzt im Gegensatz zum September ein starker horizontaler Gradient bemerkbar. Vom unteren Litoral in 5 m Tiefe bis zum Mittelteil des Sees in 9 m Tiefe ist eine starke Zunahme in der Häufigkeit zwischen 300 % und 400 % im gleichen Tiefenhorizont festzustellen.
Von Oktober bis Dezember nimmt die Häufigkeit in 9 m Tiefe stark ab. Die Aufhebung der Temperatur- und O_2-Gradienten führt zu einer homogenen Verteilung des Zoo-

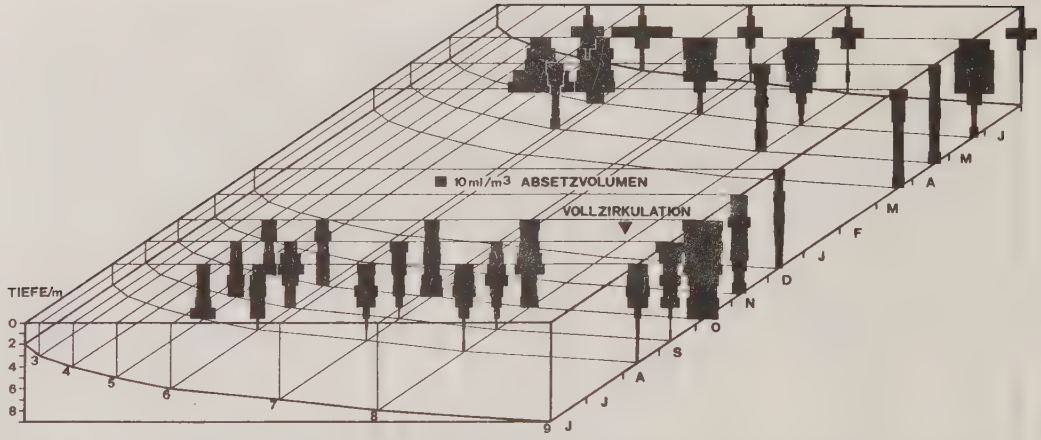

ABB. 18 HORIZONTALE UND VERTIKALE ZOOPLANKTONVERTEILUNG IM JAHRESVERLAUF 1974/75 HEILIGENSEE, HALBPROFIL IN MASSTABSGETREUER ISOBATHENPROJEKTION.

planktons im ganzen Wasserkörper. Daten zur horizontalen Verteilung im Halbprofil liegen für den Winterzeitraum nicht vor. Die Daten der Horizontalverteilung im April lassen jedoch vermuten, daß während dieses Zeitraums kein Gradient bestand.

Schon im April deutet sich in 6 m Tiefe der Aufbau eines vertikalen Häufigkeitsgradienten des Zooplanktons an, der mit der beginnenden O_2- und Temperaturschichtung im Zusammenhang steht. Ende Mai macht sich die O_2-Schichtung bei den vertikalen Verteilungsmustern schon stärker bemerkbar. Die O_2-Sättigung ist durch Zehrung des O_2 im Hypolimnion von 5 m Tiefe bis zum Boden auf 10 % abgesunken. Oberhalb von 5 m Wassertiefe nimmt die Häufigkeit im Profil von 9 - 7 m Tiefe sprunghaft zu und ändert sich bis zur Oberfläche nur wenig. Interessant ist die in 8 m Tiefe etwas gleichmäßigere Abnahme und tieferreichende Häufigkeitsverteilung, die sich eindeutig mit den fast 1 m absinkenden Temperatur- und O_2-Isopleten erklären lassen.

Im Litoral in 5 m Tiefe tritt eine interessante Inversion der Häufigkeitsverteilung auf mit den höchsten im Jahresverlauf gemessenen Zooplanktonkonzentrationen in 4 und 5 m Wassertiefe. Damit besteht Ende Mai/Anfang Juni zwischen Seemite und Litoral ein horizontaler Planktongradient, der dem im Oktober beobachteten genau entgegengesetzt ist. Während für den horizontalen Gradienten im Oktober aufgrund der Vollzirkulation die Annahme stärkerer Produktion im Mittelteil des Sees durch Freisetzung und Zirkulation höherer Nährstoffkonzentrationen denkbar erscheint, könnte die etwas stärkere Erwärmung des Litorals im Mai/Juni (s. Abb. 9) den horizontalen Gradienten erklären. Quantitativ erscheint er groß genug, um als Information für die horizontale Orientierung wandernder Larven von Bedeutung zu sein, falls sich solche Wanderungen nachweisen lassen.

Einschränkend muß bemerkt werden, daß diese Befunde durch weitere Untersuchungen gestützt werden müssen, um Zufallsbeobachtungen oder seltene Ereignisse auszuschließen. Bei der Darstellung der Wanderung der Larven wird ein weiterer Befund zu diesem Problem erörtert, der diese Annahme jedoch weiter unterstützt.
Die Häufigkeiten des Zooplanktons nehmen insgesamt von Ende Mai bis Ende Juni stark ab, wobei aber in 6 m Tiefe immer noch eine signifikant höhere Zooplanktonkonzentration nachzuweisen ist. Im gesamten Wasserkörper ist eine Abnahme der Häufigkeit in den oberen Tiefenhorizonten zu beobachten. Die Maxima liegen zwischen 3 und 4 m Tiefe entsprechend der höher wandernden O_2-Sprungschicht.

Zusammenfassend kann aus den Ergebnissen geschlossen werden, daß die Vertikalverteilung des Zooplanktons überwiegend durch die O_2-Verhältnisse bestimmt wird, wobei die O_2-Sprungschicht eine limitierende Barriere für eine tiefere Verbreitung ist. Anfang Oktober und Ende Mai/Juni sind starke horizontale Gradienten in der Zooplanktonkonzentration zu beobachten, die als Information einer horizontalen Orientierung für Chaoboruslarven in Betracht gezogen werden.

5.3 Nächtliche Wanderung des Zooplanktons

Zu verschiedenen Jahreszeiten wurden Einzel- und Serienuntersuchungen der Vertikal- und Horizontalverteilungen während der Nacht durchgeführt.
Abb. 19 zeigt das Ergebnis einer nächtlichen Serienuntersuchung vom 31.8./1.9.1974. Etwa eine Stunde vor Sonnenuntergang wandert der Zooplanktonhorizont mit dem Maximum zwischen 2 und 3 m Tiefe aufwärts und erreicht etwa 30 min nach Sonnenuntergang sein Maximum dicht unter der Wasseroberfläche. Im Verlauf der Nacht kommt es zu

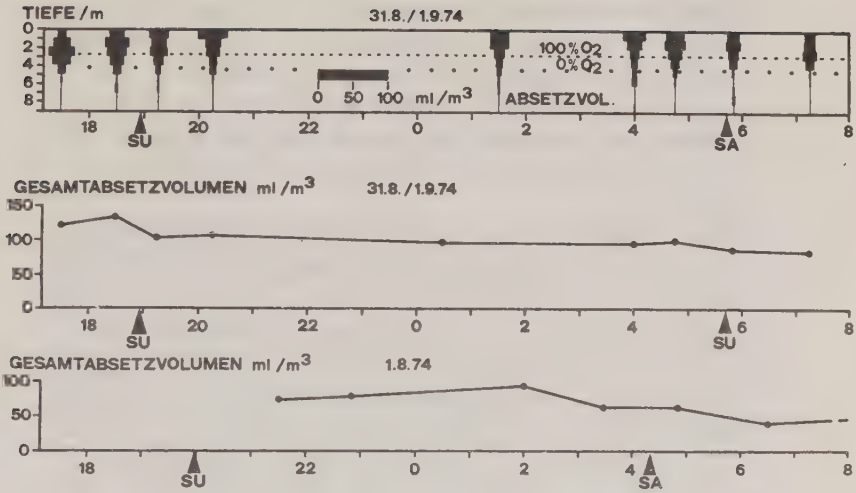

ABB. 19 ZEITLICHE ÄNDERUNG DER HÄUFIGKEIT VON ZOOPLANKTON WÄHREND DER NÄCHTLICHEN WANDERUNG IM HEILIGENSEE IN 9 m TIEFE .

einem geringen Absinken, einem häufig beobachteten und bekannten Phänomen. Die Verteilung um 4:00 gleicht jedoch noch immer der von 20:00 . Danach sinkt der Horizont um etwa 1 m ab mit dem Häufigkeitsmaximum zwischen 1 und 2 m und bleibt bis nach Sonnenaufgang in dieser Höhe. Erst nach 7:00 ist der Horizont wieder in seiner ursprünglichen Tagestiefe anzutreffen.
Zwei Erscheinungen sind bei dieser Wanderung auffällig: Das Absinken des Horizonts am Morgen ereignet sich über 1 h vor Sonnenaufgang, das bedeutet vor der ersten Helligkeitsregistrierung (< 1 Lux), wogegen die Aufwärtswanderung 1 h vor Sonnenuntergang bei beträchtlichen Lichtintensitäten in 3 m Tiefe stattfindet. Nach 7:00 am Morgen war unterhalb der Wasseroberfläche immer noch eine etwas höhere Konzentration als am Vorabend anzutreffen.
Dieser Befund läßt auf unterschiedliche Mechanismen bei der Auf- und Abwärtswanderung, keinesfalls auf phototaktische Reaktionen allein, schließen.
Weiterhin war im zeitlichen Ablauf der Wanderung eine kontinuierliche Abnahme der Häufigkeit bis in die Morgenstunden nach Sonnenaufgang festzustellen. Die erste Überlegung gilt dabei einer Kritik der Methode. In der gleichen Abbildung in der unteren Darstellung ist der summarische Verlauf einer anderen Wanderung vom 1.8.1974 wiedergegeben.
Abgesehen von der insgesamt geringeren Häufigkeit, ist auch hier eine Abnahme nach 2:00 festzustellen. Nach einem Minimum zwischen 6:00 und 7:00 steigt die Häufigkeit darauf bis zum nächsten Mittag wieder an.

Nachfolgend noch einige Ergebnisse zu anderen Jahreszeiten, in denen Tages- und Nachthäufigkeiten in Abhängigkeit von der Tiefe untersucht wurden:

25./26.6.1975

Tiefe/m	Tag Zooplankton Ges.Absetzvol. ml/m^2 . Säule	Berechnet auf Gesamt-wasservol./ Tiefenstufe in l	Nacht Zooplankton Ges.Absetzvol. ml/m^2 . Säule	Berechnet auf Gesamt-wasservol./ Tiefenstufe in l
9	57	33.633	52	30.421
8	59	500.103	44	375.077
7	49	685.831	74	1033.200
6	87	535.518	56	349.078
5	58	234.081	51	208.072
4	53	198.436	52	193.655
3			(32)	
2			(54)	
	Summe	2 187.602		2 189.503

Die Häufigkeiten zwischen Tag und Nacht weichen teilweise beträchtlich ab und lassen eine Horizontalverschiebung vermuten. In 9 m, 8 m und besonders stark in 6 m Tiefe haben nachts die Häufigkeiten abgenommen, dagegen in 7 m Tiefe, wo während des Tags ein Minimum vorlag, erheblich zugenommen. Die nächtlichen Häufigkeiten im Litoral oberhalb 4 m Tiefe, zu denen leider keine Tageswerte vorliegen, sind besonders in 2 m Tiefe erstaunlich hoch. Sie scheinen im Zusammenhang zu stehen mit dem von SIEBECK (1964) untersuchten Uferfluchtverhalten des Zooplanktons in den Morgenstunden und nächtlichen Einwandern in das Litoral, obwohl dieser keinen Zusammenhang zwischen diesem Phänomen und der Vertikalwanderung sieht.

Um die erhaltenen Werte auf Zuverlässigkeit hin abzuschätzen, wurden sie unter Berücksichtigung der räumlichen Verhältnisse auf die prozentualen Anteile des Wasserkörpers gemäß der Isopleten gleicher Tiefe umgerechnet. Dabei ergaben sich für den räumlichen Bereich in 4 m bis 9 m Tiefe zwischen den Tages- und Nachthäufig-

keiten keine Unterschiede. Infolgedessen haben tatsächlich horizontale Wanderungen stattgefunden, die von Seemitte weggerichtet waren und in 7 m Tiefe zu einem Häufigkeitsmaximum führten.
Eine Abnahme in 9 m Tiefe und Zunahme in 7 m Tiefe, wenn auch in kleineren Beträgen, wurden außerdem im April und Mai 1975 beobachtet. Im Oktober nahm dagegen in 8 m Tiefe nachts die Häufigkeit zu 11 % zu, was aber aufgrund der vermuteten Schwankungen in der Häufigkeitsverteilungen des Zooplanktons nicht signifikant ist.

Aus diesen Ausführungen läßt sich eine klare gerichtete Horizontalverschiebung erkennen. STRICKLER (1969) beschreibt für vertikal-wandernde cyclopoide Copepoden eine horizontale Komponente bei der Aufwärtsbewegung. Die Wanderungsgeschwindigkeiten auch in horizontaler Schwimmrichtung erreichen nach seinen Experimenten bis 5,8 mm/sec. und lassen auch damit Wanderungen größeren Umfangs in horizontaler Richtung denkbar erscheinen.
Obwohl die Ursachen und Orientierungsabläufe des Uferfluchtverhaltens noch nicht geklärt sind, scheinen die vorliegenden Befunde für die von BURCKHARDT (1910) formulierte Hypothese über den Zusammenhang zwischen Vertikalwanderung und Uferfluchtverhalten zu sprechen entgegen der Auffassung von SIEBECK (1964). Weiterhin muß der bisher von allen Autoren ausschließlich angewandte Begriff der Vertikalwanderung unter diesen Aspekten neu diskutiert werden. Durch den offenbar wesentlich größeren horizontalen als vertikalen Anteil an der Wanderung (vertikal nur im Bereich einiger Meter) wird die Einführung des Begriffs der Transversalwanderung vorgeschlagen. Dieser Begriff wird bei der folgenden Beschreibung der Wanderung der Larven noch häufiger erwähnt werden.

5.4.0 Der Jahreszyklus der Larven von Chaoborus flavicans MEIGEN im Heiligensee

Vorbemerkung:

Das ökologische Verhaltensspektrum der Larven von Chaoborus flavicans ist bereits in vielen Gewässern untersucht worden. Abgesehen von den nächtlichen Wanderungen der Larven in das Pelagial, die in den meisten Gewässern zu beobachten sind und für Chaoborus flavicans-Larven typisch zu sein scheinen, gehen die Aussagen über deren Tagesaufenthalt auseinander. Beobachtet wurde am häufigsten benthische Lebensweise während des Tages und pelagische Lebensweise während der Nacht (BERG 1937, TERAGUCHI, NORTHCOTE 1966, GOLDSPINK, SCOTT 1971, PARMA 1971). BERG (1937) beobachtete jedoch Larvenpopulationen, die im Sommer auch während des Tages pelagisch waren. In seltenen Fällen wurden von BERG (1937) und HONGVE (1975) auch Larven beobachtet, die zu allen Zeiten pelagisch waren. Schon diese Beobachtungen ließen auf ein weites ökologisches Spektrum schließen. Vergleicht man deren Beschreibungen des Gewässertyps mit dem Verhalten der Larven, läßt sich ein Zusammenhang erkennen zwischen großen, tiefen Seen, benthischer Lebensweise während des Tages mit nächtlicher Wanderung und kleineren, flachen Seen mit teilweise benthischer bis ausschließlich pelagischer Lebensweise mit schwachem bzw. keinem Ansatz zu nächtlicher Wanderung. Dazwischen scheinen alle Übergangsformen vorzukommen. Nach Untersuchungen von HOGVE (1975) in 28 norwegischen Seen sind die Larven von Chaoborus flavicans meist dauernd pelagisch in meromiktischen Seen und Seen mit starkem O_2-Schwund im Hypolimnion, wobei sie sich während des Tages im Hypolimnion aufhalten.

BARDENFLETH & EGE (1916) unterscheiden morphologisch Seenformen von Chaoborus mit dicken und Teichformen mit dünnen Tracheenblasenwänden. BERG (1937) bestätigt diese

Beobachtung und leitet daraus eine größere Wanderungsamplitude unter Überwindung größerer Druckdifferenzen ab. Zusammen mit anderen Beobachtungen läßt sich daraus schließen, daß Chaoborus flavicans die einzige palaearktische Art ist, die in tieferen Seen durch die Möglichkeit zur Ausbildung stärkerer Tracheenblasenwände imstande ist, größere Wanderungsamplituden (bis 30 m) zu überwinden.
Andererseits kommen Larven von Chaoborus flavicans aufgrund ihres breiten ökologischen Spektrums jedoch im anderen Extremfall in Überschwemmungsgebieten mit schwankenden Flachwasserständen in großer Häufigkeit vor, was PEUS (1934) zu der Annahme führte, Chaoborus flavicans sei ein typischer Vertreter dieses Lebensraums. Diese Befunde legen den Verdacht ökologischer Rassenbildung nahe, der von PEUS (persönliche Mitteilung) bei der Durchsicht des vorliegenden Materials auch bezüglich einiger morphologischer Abweichungen geäußert wurde. Kreuzungsexperimente und Verfrachtungsexperimente mit Larvenpopulationen in andere Lebensräume könnten hierüber einige Aufschlüsse erbringen.

Trifft man aus allen Beschreibungen eine statistische Abschätzung über die Verbreitung, so läßt sich für Chaoborus flavicans Larven eine Bevorzugung mäßig bis stark eutrophierter, stark geschichteter Seen mit O_2-freiem Hypolimnion und weichen Sedimenten ableiten.

Weitere Untersuchungen sind der Koexistenz der Larven mit Fischen und dem resultierenden Selektionsdruck gewidmet.
POPE, CARTER & POWER (1973) weisen in Untersuchungen an 26 kanadischen Seen nach, daß Larven in Gewässern ohne Fischbesatz weniger zur benthischen Lebensweise neigen und unterstützen damit die Vermutung, daß benthische Lebensweise und Selektionsdruck durch Fischfraß in einem kausalen Zusammenhang stehen. Nach NILSSEN (1974) ist Chaoborus flavicans die Chaoborusart, die den stärk-

sten Selektionsdruck durch Fisch ertragen kann. Seiner Aussage liegen Untersuchungen an 29 norwegischen Seen zugrunde.
Aus allen diesen Befunden läßt sich folgern, daß die Ausnutzung von Schutzzonen mit erhöhtem Selektionsdruck eng korreliert sind. Diese Schutzzonen sind offenbar das Sediment und das O_2-freie Hypolimnion, die Schutz vor Raubfraß gewähren.
Meist herrschen in eutrophen Gewässern extreme Umweltbedingungen bezüglich Temperatur, O_2, H_2S, Nahrung und Feindruck, so daß sich die Larven in einem Gradientengefüge begünstigender wie limitierender Faktoren bewegen in einer gewässerbedingten Reaktionsnorm. Vor diesem Hintergrund muß auch die Wanderung verstanden werden.

Nach Untersuchungen von MALUEG & HASLER (1966) in mehreren Seen soll die Reaktionsnorm der Larven in einem Gewässer zeitlich konstant sein in bezug auf die Tages- und Nachthorizonte. Die folgenden Ergebnisse werden zeigen, daß diese Annahme nur bedingt berechtigt ist.

5.4.1 Pelagische und benthische Lebensweise der Larven

In einer früheren Untersuchung im Heiligensee über das Makrobenthos und die Wanderung der Chaoboruslarven (FRANKE 1973) deutete zunächst kein Befund auf eine Abweichung von der bis dahin beobachteten benthischen Tagesverteilung und pelagischen Nachtverteilung hin. Erst im Verlauf der vorliegenden Untersuchung zeigte sich durch Netzproben zur Tagesverteilung des Zooplanktons Anfang August 1974, daß die bis dahin benthische Larvenpopulation zur pelagischen Lebensweise übergegangen war. Das Echogramm in Abb. 20 zeigt den Verteilungshorizont pelagischer Larven Anfang September des folgenden Jahres und weist damit dieses Ereignis als einen sich regelmäßig wiederholenden Vorgang aus. Der Befund,

ABB 20 PELAGISCHE CHAOBORUSLARVEN IM HEILIGENSEE AM 9.9.75, 15^{20}. ECHOGRAMM, 30 kHz - LOT MIT 200 kHz - ZUSATZ RECHTS GENEIGTE LINIEN: METHANBLASENANZEIGE

daß das Sediment zu dieser Zeit larvenfrei war, hätte ohne Berücksichtigung der pelagischen Larven im Plankton zur Schlußfolgerung eines stattgefundenen Schlüpfens der Larven bzw. Puppen führen können. Die Feststellung dieses Wechsels der Verhaltensweise der Larven bot die Möglichkeit, die Ursachen für diese interessante Verhaltensänderung zu untersuchen und bewies gleichzeitig, daß die Reaktionsnorm insgesamt zwar gewässerabhängig ist, im zeitlichen Ablauf dagegen jahreszyklischen Änderungen unterliegt.

5.4.2 Häufigkeitsverteilungen und Ursachen ihrer jahreszyklischen Änderungen

Nachfolgend werden die zeitlich-räumlichen Tageshäufigkeiten der Larven im Jahreszyklus im untersuchten Profil im Wechsel zwischen pelagischer und benthischer Lebensweise im Heiligensee dargestellt und die Ursachen für den Verhaltenswechsel diskutiert. Die nächtlichen Wanderungen und die Ursachen der horizontal sich ändernden Verteilungsmuster werden im nächsten Kapitel gesondert behandelt.
Den Abb. 21 und Abb. 22 sind die Ergebnisse aus Sedimentgreifer- und Schließnetzproben aus Tabelle 1 zugrunde gelegt. Da der Übergang von pelagischer zu benthischer Lebensweise sich über einen größeren Zeitraum erstreckt, werden die pelagischen und benthischen Häufigkeitsverteilungen nebeneinander beschrieben. Neben den absoluten Häufigkeiten wurden in den Abbildungen die Durchschnittslängen, bei den pelagischen Larven zusätzlich die Anzahl n der zugrundeliegenden Meßwerte, angegeben.
Die Darstellung des Halbprofils basiert auf einer maßstabsgetreuen Isobathenprojektion und gibt die relativen Verhältnisse der Tiefenareale zueinander an.

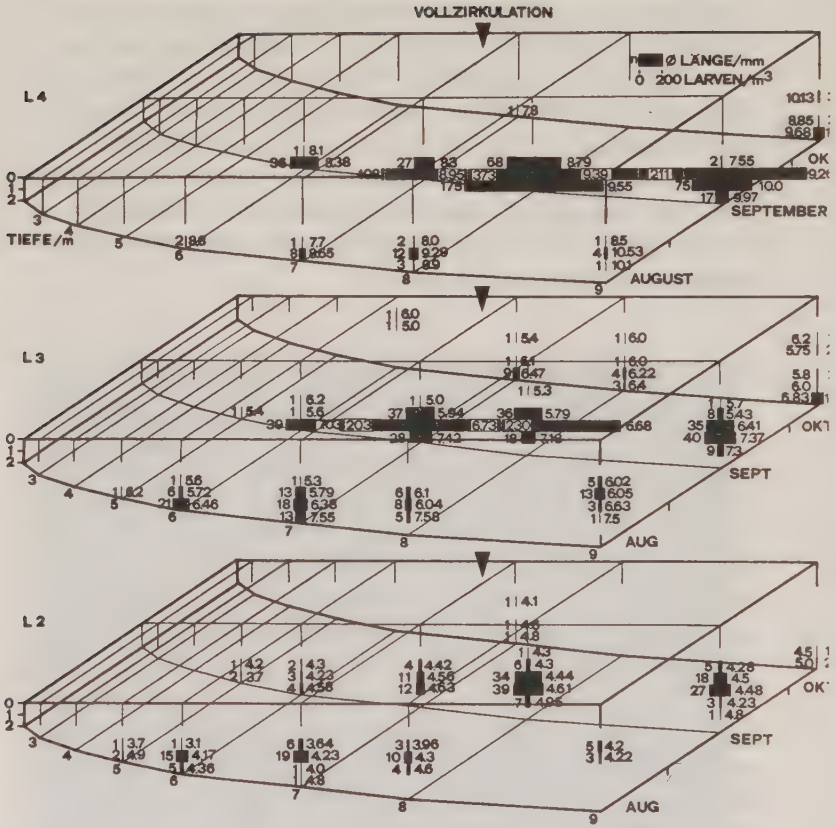

ABB. 21 HORIZONTALE UND VERTIKALE HÄUFIGKEITSVERTEILUNGSMUSTER PELAGISCHER JUNGLARVEN DER STADIEN 2-4 IN DER ZEIT VON AUGUST BIS OKTOBER 1974 UND ÜBERGANG DES 4. LARVALSTADIUMS ZUR BENTHISCHEN LEBENSWEISE. DARSTELLUNG DER ANZAHL DER LARVEN/m^3 IN 1m-TIEFENINTERVALLEN. ZAHL RECHTS: Ø LARVENLÄNGE/mm. ZAHL LINKS: n=ZAHL DER MESSWERTE. HEILIGENSEE, HALBPROFIL.

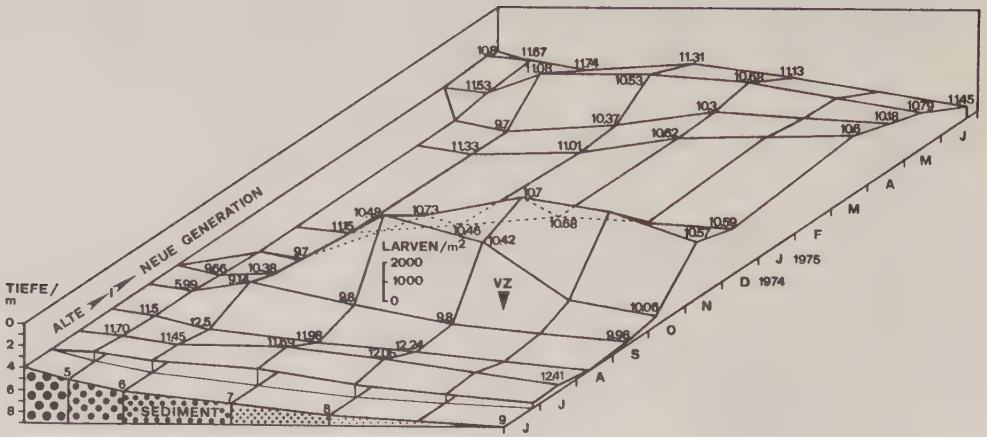

ABB. 22 HORIZONTALVERTEILUNG BENTHISCHER CHAOBORUSLARVEN IM JAHRESVERLAUF 1974/75. HEILIGENSEE. HALBPROFIL VON 4 - 9 m TIEFE. VZ: VOLLZIRKULATION. ZAHLENANGABEN: Ø LÄNGE DES 4. LARVALSTADIUMS IN mm.

Tabelle 1: Benthische und pelagische Tageshäufigkeitsverteilungen von Chaoborus flavicans Larven im Jahresverlauf, Heiligensee, Halbprofil von 5 - 9 m Tiefe

Abkürzungen: L4: Larvalstadien 1-4
P: Puppen
alt: vorige Generation
neu: neue Generation
L: Larven
KL: Körperlänge
(n): Zahl der Meßwerte
VP: Vorpuppen
-: kein Nachweis

17.7.1974	benthisch					
Tiefe/m	5	6	7	8	9	Summe Ø KL mm (n)
L4 alt/m^2	160	480	864	672	288	
Ø KL mm(n)	11.70(5)	11.45(3)	11.69(27)	12.06(21)	12.41(9)	11.85(75)
P/m^2	128	-	64	32	96	
L4 neu/m^2	96	64	160	352	-	
Ø KL mm (n)	9.40(3)	9.75(2)	9.98(5)	10.04(11)	-	10.09(21)
Summe L+P/m^2	384	544	1024	1056	384	
1.8.1974	benthisch					
L4 alt/m^2	-	-	192	192	-	
Ø KL mm (n)	-	-	12.22(6)	11.83(6)	-	12.02(12)
P/m^2	-	-	-	96	-	
Summe L+P/m^2	-	-	192	288	-	
	pelagisch					
L4 alt/ m^2 Säule					199	
Ø KL mm(n)					12.03(31)	12.03(31)
P/m^2 Säule					19	
L4 neu/m^2 Säule					51	
Ø KL mm(n)		keine Daten			12.02(8)	10.2(8)
Summe L+P/m^2 Säule					250	
14.8.1974	benthisch					
L4 alt/m^2	64	64	128	160	-	
Ø KL mm(n)	11.50(1)	12.50(2)	11.98(4)	12.24(5)	-	12.14(12)
P/m^2	96	64	64	128	-	
L4 neu/m^2	128	64	-	-	-	
Ø KL mm(n)	9.18(4)	8.55(2)	-	-	-	8.97(6)
L3 neu/m^2	-	64	-	-	-	
Ø KL mm(n)	-	7.55(2)	-	-	-	-
Summe L+P/m^2	288	256	192	288	-	

14.8.1974	pelagisch					
Tiefe/m	5	6	7	8	9	Summe Ø KL mm (n)
L4/alt/m^2 Säule	-	-	6	115	90	
Ø KL mm(n)	-	-	10.0(1)	11.60(18)	11.65(14)	11.57(33)
L4 neu/m^2 Säule	-	13	58	109	38	
Ø KL mm(n)	-	8.8(2)	8.54(9)	9.25(17)	10.12(6)	9.19(34)
L3/m^2 Säule	6	180	288	122	141	
Ø KL mm(n)	6.2(1)	6.27(28)	6.52(45)	6.46)19)	6.19(22)	6.38(115)
L2/m^2 Säule	19	135	167	109	51	
Ø KL mm(n)	4.50(3)	4.16(21)	4.11(26)	4.19(17)	4.21(8)	4.17(75)
L1/m^2Säule	-	58	26	-	26	
Ø KL mm(n)	-	2.18(9)	2.27(4)	-	2.60(4)	2.30(17)
Summe L/m^2 Säule	25	386	545	455	346	
13.9.1974	benthisch					
P/m^2	-	-	-	-	72	
L4/m^2	-	1152	739	384	144	
Ø KL mm(n)	-	9.14(36)	9.80(23)	9.80(15)	9.98(6)	9.23(87)
L3/m^2	224	192	-	-	-	
Ø KL mm(n)	5.99(7)	7.93(6)	-	-	-	6.94(13)
Summe L+P/m^2	224	1344	739	384	216	
	pelagisch					
P/m^2 Säule	-	-	-	-	6	
L4/m^2 Säule	-	237	865	3949	1955	
Ø KL mm(n)	-	8.37(37)	8.82(135)	9.37(616)	9.48(305)	9.30(1093)
L3/m^2 Säule	6	263	1724	1827	596	
Ø KL mm(n)	5.40(2)	6.97(41)	6.69(269)	6.59(285)	6.81(93)	6.68(690)
L2/m^2 Säule	19	58	174	565	346	
Ø KL mm(n)	3.87(3)	4.40(9)	4.57(27)	4.54(88)	4.46(54)	4.50(181)
L1/m^2 Säule	-	6	77	26	13	
Ø KL mm(n)		2.40(1)	2.62(12)	2.60(4)	1.85(2)	2.52(19)
Summe L+P/m^2 Säule	25	564	2840	6367	2916	

Tiefe/m	5	6	7	8	9	Summe Ø KL mm(n)
7.10.1974	benthisch					
L4/m^2	144	893	4512	3715	480	
Ø KL mm(n)	9.66(5)	10.38(24)	10.48(136)	10.42(112)	10.06(13)	10.41(290)
	pelagisch					
L4/m^2 Säule	-	-	6	-	115	
Ø KL mm(n)	-	-	7.80(1)	-	9.66(18)	9.66(18)
L3/m^2 Säule	-	13	71	58	147	
Ø KL mm(n)	-	5.50(2)	6.34(11)	6.27(9)	6.55(23)	6.40(45)
L2/m^2 Säule	-	-	19	-	19	
Ø KL mm(n)	-	-	4.50(3)	-	4.67(3)	4.59(6)
Summe L/m^2 Säule	-	13	96	58	281	
7.11.1974	benthisch					
L4/m^2	-	64	3552	4771	3072	
Ø KL mm(n)	-	9.70(2)	10.73(110)	10.70(146)	10.57(92)	10.67(350)
16.12.1974	benthisch					
L4/m^2	-	288	1344	2400	2400	
Ø KL mm(n)	-	11.15(6)	10.46(23)	10.68(177)	10.59(48)	10.65(254)
22.3.1975	benthisch					
L4/m^2	-	224	960	2304	3072	
Ø KL mm(n)	-	11.33(6)	11.01(23)	10.62(75)	10.60(69)	10.69(173)
23.4.1975	benthisch					
L4/m^2	-	125	1056	2352	2362	
Ø KL mm(n)	-	9.70(4)	10.37(33)	10.30(96)	10.18(36)	10.21(170)
21.5.1975	benthisch					
L4/m^2	355	1920	2525	2717	1824	
Ø KL mm(n)	10.53(11)	11.08(59)	10.53(79)	10.68(85)	10.79(57)	10.74(291)
P/L %	-	7	1	2	5	

24.6.1975	benthisch					
Tiefe/m	4	5	6	7	8	9
L4/m^2	96	480	557	1536	1440	701
Ø KL mm(n)	10.8(1)	11.67(13)	11.74(19)	11.31(38)	11.13(38)	11.45(20) 11.37(129)
VP+P/L %	67	55	65	38	32	23

Der Beginn des Untersuchungszeitraums fällt in die Schwärmphase der Imagines, in der schon ein großer Teil der Larven bzw. Puppen geschlüpft ist. Zwischen Ende Juni bis Mitte August sinkt die Häufigkeit im Sediment weiter auf ein Minimum ab. Die Durchschnittslängen weisen auf adulte Larven hin, von denen sich viele im Vorpuppenstadium befinden. In allen Tiefen, besonders im Litoral in 5 m Tiefe, ist Mitte Juli ein größerer Anteil an Puppen anzutreffen. In 7 und 8 m Tiefe liegt ein schwaches Häufigkeitsmaximum vor. Von 7 m Tiefe nimmt die Durchschnittslänge adulter Larven zum Litoral und zur Seemitte hin zu. Neben Larven der alten Generation lassen sich aufgrund der Längenfrequenzen einige Larven abgrenzen, die offenbar einer Frühjahrsgeneration angehören. Deren Durchschnittslängen nehmen von 5 m bis 8 m Tiefe zu, sind aber im Vergleich zu den adulten Larven wesentlich niedriger. In 9 m Tiefe sind keine Larven dieser Größenklasse zu finden.

Anfang August sind diese Größenklassen im gesamten Benthal völlig verschwunden. In 7 und 8 m Tiefe sind im Sediment nur noch die letzten adulten Larven der alten Generation vorzufinden. In 9 m Tiefe ist das Sediment larvenfrei.
Dagegen sind jetzt die ersten pelagischen Larven im Hypolimnion während des Tages nachweisbar. Sie setzen sich in vertikaler Verteilung aus großen adulten Larven in 6 - 9 m Tiefe mit dem Häufigkeitsmaximum zwischen 7 und 8 m Tiefe und Larven der neuen Generation in 4 - 9 m Tiefe zusammen. Die Häufigkeitsmaxima der Stadien L1 - L3 liegen etwa im Bereich der Sprungschicht zwischen 5 und 6 m Tiefe, die der Puppen und neuen L4 zwischen 6 und 7 m Tiefe. Bei den pelagischen L4 in 9 m Tiefe handelt es sich offenbar um die Larven der Frühjahrsgeneration, die Mitte Juli im Sediment nachgewiesen wurden und die nun pelagisch mit zunehmendem Wachstum Richtung Seemitte einwandern. Leider fehlen die Daten pelagischer Larven in den übrigen Tiefen zu diesem Zeitpunkt. Es darf jedoch angenommen

werden, daß außer den ersten Larvenstadien die vorher benthischen L4 jetzt pelagisch über diesen Tiefen anzutreffen sind.

Nach diesem Befund erhebt sich jetzt die Frage: Was hat sowohl einen Teil der adulten Larven und Puppen der alten Generation als auch junge Larven der neuen Generation etwa Anfang August veranlaßt, das Sediment zu verlassen und wieder die pelagische Lebensweise aufzunehmen?

Der Nahrungsfaktor dürfte aufgrund der geringen Planktonkonzentration im Hypolimnion ausscheiden.
Die Überlegung, daß ein Aufstieg aus dem Sediment in das etwas wärmere Wasser des Hypolimnions einen thermischen Vorteil bezüglich einer schnelleren Entwicklungsgeschwindigkeit bringt, kann verworfen werden, da das Sediment in dieser Zeit wärmer ist (s. Kap. 'Sedimenttemperatur') und etwa die Temperatur des von den pelagischen Larven aufgesuchten Tiefenhorizonts hat. Selbst kleine Temperaturdifferenzen könnten diesen Wechsel nicht hinreichend erklären.
Die 0 % O_2- und 1 ‰-H_2S-Isopleten verändern während dieser Zeit ihre Tiefenlagen in 4,5 bzw. 6 m Wassertiefe nicht, jedoch nehmen am Boden die H_2S-Konzentrationen ständig zu. Nach PROKEŠOVÁ (1963) und SIKOROVA (1968) sind Larven von Chaoborus flavicans gegen O_2-Mangel und höhere H_2S-Konzentrationen ziemlich widerstandsfähig, obwohl höhere Temperaturen und Mortalität positiv korreliert zu sein scheinen.

Es liegen jedoch Befunde vor über die physiologische Wirkung von H_2S und CO_2 auf die Phototaxis und das Regulationsvermögen des Tracheenblasenvolumens bei Chaoboruslarven.
Experimente von DAMANT (1924) zeigen, daß Larven bei höherem CO_2-Partialdruck durch Expansion der Tracheenblasen Auftrieb erlangen, der nach kurzer Zeit durch Kontraktion der Tracheenblasen in Absinken umschlägt. Die Lar-

ven verlieren ihr Regulationsvermögen und sterben kurze Zeit darauf. DUHR (1955) bestätigt die narkotisierende Wirkung des CO_2 und beschreibt Larven, die im Experiment nach dem Verlassen einer CO_2-haltigen Schlammschicht hilflos nach oben trieben. Er weist ebenfalls unter höheren H_2S-Konzentrationen im Wasser (30-50 % Sättigung!) einen Umschlag der negativen Phototaxis in eine positive Phototaxis nach.

CO_2-Entwicklung darf unter stark reduzierenden Bedingungen, wie sie im Hypolimnion und im Sediment während der Stagnation herrschen, vorausgesetzt werden. Über die Größenordnung der Konzentrationen im Sediment und in der Kontaktzone Wasser/Sediment im Heiligensee ist leider bisher nichts bekannt. Immerhin kann vermutet werden, daß die CO_2-Konzentrationen ausreichend sind, um auf das Regulationsvermögen der Tracheenblasen einen Einfluß ausüben, dem sich die Larven ab einer Konzentrationsschwelle durch Verlassen des Sediments entziehen.
Die Umstimmung der negativen Phototaxis unter H_2S-Einfluß würde sie nach den experimentellen Befunden in diesem Moment zur Oberfläche führen, wo sie dem Selektionsdruck durch Fische ausgesetzt sind. Aufgrund der Freilandbefunde und der zu geringen H_2S-Sättigung kann eine Umstimmung der Phototaxis ausgeschlossen werden.

Da der Einfluß von CO_2 auf das Verhalten der Larven nur vermutet werden kann, sind für den direkten Nachweis physiologische Experimente und genauere quantitative Erfassung der anaeroben Prozesse im Sediment und in der Kontaktzone dringend notwendig.

Von Anfang bis Mitte August nehmen die letzten benthischen Larven der alten Generation weiter ab. Puppen sind von 5 m bis 8 m Tiefe anzutreffen mit der größten Häufigkeit in 8 m Tiefe.
Larven und Puppen fehlen auch weiterhin im Sediment in 9 m Tiefe, sind aber pelagisch in geringen, litoralwärts abnehmenden Häufigkeiten über 9 m bis 7 m Tiefe vorhanden.

Im Litoral sind junge L4 in 5 m und 6 m Tiefe schon zur benthischen Lebensweise übergegangen. Pelagische L4 sind über 6 m bis 9 m Tiefe, Häufigkeitsmaximum über 8 m Tiefe, anzutreffen. Die Durchschnittslänge nimmt zur Seemitte hin zu mit dem Maximum über 9 m Tiefe.

Die L3 sind über 5 m bis 9 m pelagisch verteilt mit dem Häufigkeits- und Längenmaximum über 7 m Tiefe, also in einer um 1 m flacheren Zonierung als die L4. In 6 m Tiefe werden einige L3 mit größerer Durchschnittslänge als die pelagischen L3 über dem Sediment benthisch angetroffen.

Die L2 sind ebenfalls im gleichen Areal wie die L3 pelagisch verteilt. Ihr Häufigkeitsmaximum über 7 m Tiefe ist gegenüber den L3 litoralwärts in eine um 1 m flachere Zonierung verschoben. Bis auf einige längere L2 im Litoral sind keine Längendifferenzen auffällig.

Eine kleinere Anzahl von L1 ist über 6 m bis 9 m Tiefe anzutreffen. Aufgrund der geringen Anzahl erübrigt sich eine Angabe der Maxima.

Von Mitte August bis Mitte September hat die Anzahl an pelagischen Junglarven beträchtlich zugenommen. Aus den Relationen der Junglarven und dem erneuten Auftreten von L1 läßt sich ein schubweises Nachrücken verschiedener Generationen ablesen, das auf eine mögliche Schlüpfperiodik der Mücken schließen läßt.
Bei tropischen Chaoboruslarven wurden luneare Schlüpfrhythmen nachgewiesen (Macdonald 1956, Mc Gowan 1975), die sich möglicherweise auch in nördlichen Breiten beobachten lassen.

Die vorige Generation ist jetzt im ganzen Benthal bis auf wenige Puppen in 9 m Tiefe in der Kontaktzone und über dem Sediment verschwunden. Dagegen wandern junge L4 weiter in das Benthal im Bereich zwischen 6 m und 9 m Tiefe ein. Ihre Häufigkeit mit dem Maximum in 6 m Tiefe nimmt zur Seemitte hin ab, während die Durchschnittslänge zunimmt und ihr Maximum bei den Larven in 9 m Tiefe erreicht.

Die Durchschnittslänge der pelagischen L4 nimmt ebenfalls zur Seemitte hin zu, dagegen nimmt aber auch die Häufigkeit, im Gegensatz zu den benthischen L4, mit der Tiefe zu und erreicht ihr Maximum über 8 m Tiefe. Verglichen mit den relativ wenigen benthischen L4 in 9 m Tiefe erscheint auch die Häufigkeit pelagischer L4 über 9 m Tiefe sehr hoch.
Es verwundert natürlich, nach den oben angestellten Vermutungen zur Ursache des Verhaltenswechsels benthischer Larven, in 9 m Tiefe auf dem Höhepunkt anaerober Prozesse am Ende der Stagnation Larven im Sediment anzutreffen. Andererseits läßt die minimale Häufigkeit in 8 m und 9 m Tiefe gegenüber einem Häufigkeitsmaximum pelagischer Larven, deren Durchschnittslänge über der der benthischen Larven im Litoral liegt, auf eine im Sediment immer noch anhaltende Situation schließen, die nur größeren Larven den Aufenthalt darin möglich macht.

Pelagische L3 sind im ganzen Bereich über 5 m bis 9 m Tiefe häufig mit dem sich zur Seemitte tiefer verlagernden Häufigkeitsmaximum über 7 m und 8 m und Längenmaximum über 9 m Tiefe.
Auch das Häufigkeitsmaximum der L2 ist jetzt über 8 m Tiefe anzutreffen, wo auch das Längenmaximum auftritt. Insgesamt hat die durchschnittliche Länge der L2 zugenommen.
Die L1 sind über 6 m bis 9 m Tiefe mit dem Häufigkeits- und Längenmaximum über 7 m Tiefe verbreitet. Über 5 m Tiefe fehlen sie ebenso wie im August. Ihre Längenverteilung mit litoralwärts zunehmender Länge läßt auf eine Einwanderung von der Seemitte her schließen. Die Richtung dieser Einwanderung steht damit im Gegensatz zu dem Vordringen der L3 und L4 zur Seemitte.

Bei Betrachtung der Vertikalverteilungsmuster pelagischer L1-L4 fällt auf, daß die Verteilungsmaxima in verschiedenen Horizonten liegen. Innerhalb eines Stadiums läßt

sich fast regelmäßig eine Längenzunahme mit der Tiefe beobachten. Zur Seemitte einwandernde größere Larven nehmen dabei einen zunehmend tieferen Verteilungshorizont ein. Erreichen sie dabei das Sediment, gehen sie zur benthischen Lebensweise über. Das kann bei einer kleineren Durchschnittslänge stattfinden, bei der sie im tieferen Wasser noch pelagisch sind. Diese Befunde lassen sich mit der Modellvorstellung zum Schwebeverhalten der Larven aus den sich ändernden Allometriebeziehungen hinreichend erklären.

Nach der Vollzirkulation am Anfang Oktober nimmt die Häufigkeit pelagischer Larven sprunghaft ab. Ebenso sprunghaft hat im Sediment in allen Tiefen die Durchschnittslänge zugenommen. Nur einige L2 - L4 sind noch über dem Sediment anzutreffen, jedoch tiefer, als es im Vergleich mit der vorigen Vertikalverteilung entsprechend ihrer Länge zu erwarten wäre. Kontraktion der Tracheenblasen mit resultierendem Absinken unter Einfluß des jetzt im ganzen Wasserkörper anwesenden O_2 könnte eine Erklärung bieten, die auch den experimentellen Befunden von DUHR (1955) entspricht.

Da die Schutzbarriere der Sprungschicht nicht mehr besteht, stehen die Larven jetzt voll unter dem Selektionsdruck der Fische. Nach La ROW (1970) verhindert höhere O_2-Konzentration im Wasser eine nächtliche Wanderung. Da man Chaoboruslarven ja nicht zu Organismen zählen kann, die keinen oder nur sehr wenig O_2 benötigen, was auch die Wanderungen bestätigen (s. später), scheint es, als ob die Negativreaktion der Larven auf O_2 mit einem anderen Faktor gekoppelt ist. Als wahrscheinlichster Faktor darf nach vorliegendem Befund der Selektionsdruck angesehen werden, der die sprunghafte Zunahme benthischer Larven bewirkt hat.

Die Verteilung im Sediment zeigt völlig unerwartete Häufigkeitsänderungen in den jeweiligen Tiefen. Das Häufigkeits- und Längenmaximum liegt jetzt in 7 m Tiefe und

nimmt zum Litoral und zur Seemitte hin ab.
Aufgrund der pelagischen und benthischen Häufigkeitsverteilungen der Larven und der Sedimentkonsistenz wäre das Häufigkeitsmaximum in 8 m Tiefe zu erwarten gewesen, auch unter Berücksichtigung der populationsdynamischen Entwicklung der L1 - L3. In 7 m Tiefe war dagegen nur eine geringe Häufigkeit zu erwarten. Es muß folglich in der Zwischenzeit eine kurzfristige Verschiebung größeren Ausmaßes stattgefunden haben.

Bevor die Mechanismen dieses Vorgangs untersucht werden, soll zunächst die Frage erörtert werden, was die benthische Besiedlung in 9 m Tiefe weitgehend verhindert hat. Temperatur- und O_2-Gradienten sind aufgehoben und O_2 ist bis zum Sediment im ganzen Wasserkörper vorhanden, wenn auch nur in der geringen Sättigungskonzentration von 30 %.

Die Verteilung des Zooplanktons ist gleichförmig. Ein starker Gradient besteht zwischen Litoral und Seemitte, wo auch über dem Sediment höhere Konzentrationen als über anderen Tiefen zu beobachten sind (s. Abb. 18).

Was das Sediment in 9 m Tiefe jedoch vom Sediment in 8 m und besonders in 7 m Tiefe unterscheidet, ist die Temperaturdifferenz zwischen Sediment und Wasser, die in 9 m Tiefe mehr als 3 ^{o}C beträgt, litoralwärts jedoch abnimmt und in 7 m Tiefe fast ausgeglichen ist. Durch die Vollzirkulation hat sich das Wasser über dem Sediment von 9 ^{o}C auf 12 ^{o}C erwärmt. Das Sediment dagegen behielt seine Temperatur von 9 ^{o}C bei. Da mit der Vollzirkulation eine neue Produktion von Phyto- und Zooplankton verbunden ist, haben die Larven vor Wintereinbruch eine Möglichkeit zur Größenzunahme, die jedoch bei niedrigen Temperaturen eingeschränkt wäre. Die thermisch ungünstige Situation im Sediment im Zusammenwirken mit dem jahreszeitlich bedingten längeren Tagesaufenthalt im Sediment als im nächtlichen Pelagial, verhindert offensichtlich eine stärkere Besiedlung des Sediments in 9 m Tiefe.

Im November haben sich die Temperaturgradienten zwischen Sediment und Wasserkörper durch Abkühlung des Wassers weitgehend ausgeglichen. Das Sediment in 5 m Tiefe ist larvenfrei. In 6 m Tiefe hat die Häufigkeit gegenüber Oktober bis auf wenige Larven geringer Durchschnittslänge stark abgenommen. Dagegen wandern die Larven weiter in Richtung Seemitte und bilden ein Häufigkeitsmaximum in 8 m Tiefe. Auch in 9 m Tiefe hat die Häufigkeit sprunghaft zugenommen und erreicht etwa die Größe wie in 7 m Tiefe. Die größten Durchschnittslängen sind zwischen 7 m und 8 m Tiefe anzutreffen.

Zwischen November und Dezember ist eine große Abnahme in der Gesamthäufigkeit festzustellen. In 6 m Tiefe nimmt die Häufigkeit durch große Larven zwar schwach zu, in den größeren Tiefen dagegen stark ab. In den Sedimentproben finden sich tote Larven, was auf eine hohe Mortalität schließen läßt. In 7 m Tiefe ist die Häufigkeitsabnahme mit einer starken Abnahme der Durchschnittslänge verbunden.

Zwischen Dezember und März ändert sich in der Häufigkeitsverteilung wenig. In 7 m ist eine Abnahme, in 9 m Tiefe eine Zunahme der Häufigkeit zu verzeichnen, die dort zu einem Häufigkeitsmaximum führt. Dagegen ist die Durchschnittslänge hier am niedrigsten und steigt litoralwärts an mit dem Maximum in 6 m Tiefe. Das Litoral in 5 m Tiefe ist larvenfrei.
Im April hat bei einer allgemeinen Abnahme der Häufigkeit besonders in 9 m Tiefe die Durchschnittslänge in allen Tiefen sprunghaft abgenommen, was sich nur durch eine sehr frühe Schlüpfphase erklären läßt. Die durchschnittlichen Längenmaxima liegen weiter zwischen 7 m und 8 m Tiefe.

Im Mai macht sich eine Besiedlung des Litorals in 5 m Tiefe bemerkbar. Die Häufigkeiten haben sich insgesamt nicht verändert, dagegen ist ein stärkerer Längenzuwachs auffällig, besonders in 9 m Tiefe. Das Häufig-

keitsmaximum verschiebt sich von 8 m und 9 m Tiefe in 7 m Tiefe. In 6 m Tiefe liegt das Längenmaximum der Larven und der höchste Anteil an Puppen vor.
Bis Juni wird auch das vordere Litoral in 4 m Tiefe besiedelt. Hier dürfte aufgrund der Inhomogenität und Festigkeit des Sediments die äußerste Besiedlungsgrenze zum Litoral hin liegen. Auch in 5 m Tiefe hat die Häufigkeit etwas zugenommen. Im Bereich zwischen 6 m und 9 m Tiefe ist ein starker Rückgang in der Häufigkeit festzustellen, der teils durch Schlüpfen, teils durch litoralwärts gerichtetes Vordringen der Larven bedingt ist. Im Litoral von 4 m bis 6 m Tiefe ist ein hoher Anteil an Puppen zu beobachten, der die Hauptschlüpfperiode kennzeichnet.
Die benthische Häufigkeitsverteilung ähnelt wieder der der Ausgangssituation im Juli des vergangenen Jahres.

5.4.3 Zusammenfassung

Zusammenfassend sollen noch einmal die wichtigsten Merkmale der pelagischen und benthischen Lebensweise der Larven und ihre zeitlich-räumlichen Reaktionen im Gradientengefüge der jahreszyklischen Umweltparameter hervorgehoben werden.
Das Verschwinden der alten Generation durch Schlüpfen der Puppen beginnt im Litoral und endet in Seemitte.

Der Wechsel von benthischer zu ausschließlich pelagischer Lebensweise scheint eine Reaktion auf zunehmend anaerobe Prozesse im Sediment zu sein, wobei der auslösende Faktor mehr in der CO_2- als in der H_2S-Entwicklung vermutet wird.
Die neue Generation der L1 wandert von Seemitte litoralwärts, während die L2 - L4 eine entgegengesetzte Wanderung in Richtung Seemitte zeigen.

Nach der Vollzirkulation gehen die bis dahin noch pela-

gischen Larven zur benthischen Lebensweise über. Der auslösende Faktor wird in O_2 vermutet, auf den die Larven negativ reagieren. Die adaptive Bedeutung dieser Reaktion ist in der Verminderung des Selektionsdrucks durch Fischfraß zu sehen.

Zwischen zunehmend weicherem Sediment und Zunahme der Häufigkeit besteht eine positive Korrelation, die jedoch von der Sedimenttemperatur beeinflußt wird.
Das zu erwartende Häufigkeitsmaximum neuer benthischer Larven in Seemitte nach der Vollzirkulation bleibt aus. Statt dessen ist es im 7 m-Bereich anzutreffen. Die Ursache wird in dem großen negativen Temperaturgradienten von 3 ^{o}C zwischen Sediment und Wasserkörper in Seemitte gesehen.
Der Abnahme an Larven während der Schlüpfzeit geht eine litoralwärts gerichtete Verschiebung des Häufigkeitsmaximums voraus. Die Besiedlungsgrenze für benthische Larven liegt in 4 m Tiefe und ist durch die feste Sedimentkonsistenz bedingt.
Die Vertikalverteilungsmuster aller pelagischer Larvenstadien lassen sich durch die aus allometrischen Wachstumsbeziehungen abgeleitete Modellvorstellung zum Schwebeverhalten erklären.

Nachdem also die Reaktionen der Larven auf die Umweltparameter die Muster der Häufigkeitsverteilungen teilweise verständlich machen, ist die Frage nach der biologischen Bedeutung der dynamischen Horizontalverschiebungen noch offen. Es ist zu vermuten, daß diese mit den beobachteten Transversalwanderungen des Zooplanktons im Zusammenhang stehen. In den nachfolgenden Untersuchungen über die nächtlichen Wanderungen wird zu klären sein, ob sich für eine derartige Annahme Hinweise auch bei den Larven finden lassen.

5.5 Untersuchungen über die nächtlichen Wanderungen der Larven

5.5.0 Ausgangssituation

Der Wanderung benthischer Larven gehen rhythmische Aktivitäten im Sediment voraus, von denen Abb. 23 einen Eindruck vermitteln. Obwohl dieses Problem erst im biochemischen Teil der Untersuchung genauer beleuchtet wird, muß hier auf die Schwierigkeit der Häufigkeitsabschätzung benthischer Larven hingewiesen werden. Die Schwankungen in der Häufigkeit der Larven im Sediment ist nicht zufällig, sondern rhythmisch bedingt. Das kann aus der Änderung der Anzahl und aus der Änderung der Gewichtsklassen erschlossen werden. Da die aus dem Sediment verschwundenen Larven im freien Wasser nicht nachweisbar sind, müssen sie sich dicht über dem Sediment aufhalten, wo sie quantitativ nicht erfaßbar sind.
Der Wanderungsbeginn am 25.6.1975, in Abb. 23 mit TW (Transversalwanderung) gekennzeichnet, erfolgt etwa 40 min vor Sonnenuntergang mit dem Aufstieg der Larven in das Hypolimnion. Vor dem eigentlichen Aufstieg befinden sich die meisten wanderungsbereiten Larven schon längere Zeit in der Kontaktzone Wasser/Sediment oder wenig über dem Sediment in einer starken H_2S-Konzentration. Die Änderung der Lichtintensität und der Spektralverschiebung ist während dieser Zeit besonders groß, und die Larven können durch ihre Anwesenheit über dem Sediment diese kurzfristigen Änderungen als Zeitgeber für ihre Synchronisation wahrnehmen. In Abb. 24 ist solch eine Vorphase zur Wanderung zu erkennen. Vor dem Aufstieg gegen 20:00 sind pelagische Larven über dem Sediment nachweisbar.
Der eigentliche Beginn der Wanderung in Abb. 24 vollzieht sich 30 - 40 min vor Sonnenuntergang und erstreckt sich über einen Zeitraum von 1 h 20 min. Abgesehen von den ersten größeren Larven vor Beginn nimmt im Verlauf

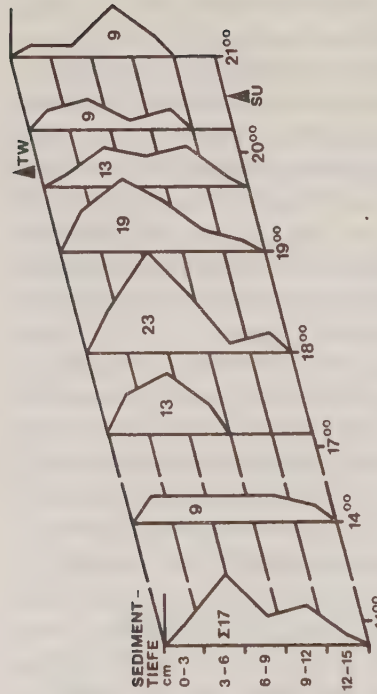

ABB. 23 TAGESRHYTHMIK IN DER VERTEILUNG BENTHISCHER CHAOBORUS-LARVEN AUS SEDIMENTFRAKTIONEN. HEILIGENSEE, 7 m TIEFE AM 26.6.75. SU: SONNENUNTERGANG, TW: TRANSVERSALWANDERUNG. Σ: LARVEN/ BODENGREIFER.

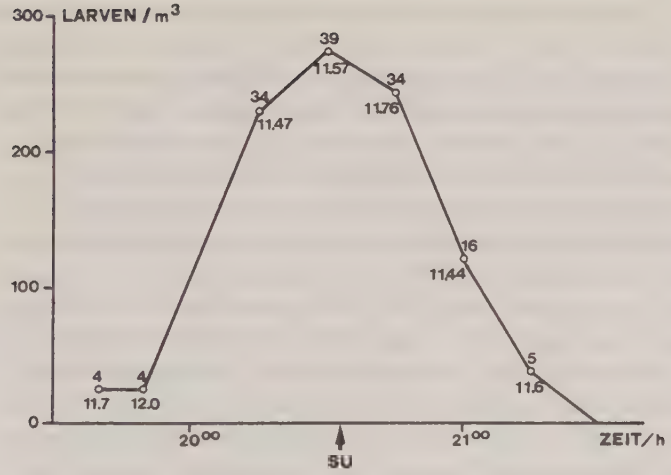

ABB.24 HÄUFIGKEITS – UND LÄNGENVERTEILUNG WANDERNDER LARVEN VON CHAOBORUS FLAVICANS BEIM VERLASSEN DES SEDIMENTS UND DURCHGANG DER 7 – 6 m SCHICHT. HEILIGENSEE, 7 m TIEFE AM 25.6.1975. SU: SONNENUNTERGANG. OBERE ZAHL○: n LARVEN UNTERE ZAHL○: Ø LÄNGE/mm

der Wanderung die durchschnittliche Länge der aufsteigenden Larven zu, kulminiert kurz nach dem Häufigkeitsmaximum durchwandernder Larven und nimmt danach wieder etwas ab.
Bevor nun der Wanderungsablauf beschrieben wird, sollen noch einmal kurz Ergebnisse und Betrachtungen über die Tracheenblasen und ihrer Regulation durch die Larven erwähnt werden, die jetzt beim Wanderungsbeginn eine große Bedeutung haben.

5.5.1 Betrachtung einiger physiologischer Voraussetzungen

Ein energiesparender Aufstieg der Larven unter Ausschluß der Eigenbewegung setzt eine Vergrößerung des Tracheenblasenvolumens voraus. Anders als in den Experimenten von DAMANT (1924) und TERAGUCHI (1975) müssen die Larven jetzt nicht eine aufgezwungene Gewichtsveränderung kompensieren, sondern von selbst eine Vergrößerung der Tracheenblasen herbeiführen.
Nach Ergebnissen von DUHR (1955) reagieren Chaoboruslarven bei abnehmenden Lichtintensitäten mit Expansion der Tracheenblasen, bei zunehmenden Lichtintensitäten mit Kontraktion der Tracheenblasen. Nach WEMHÖNER& WEBER (1974) ist eine nervöse und/oder neurohormonale Beeinflussung des gut innervierten Tracheenblasenepithels durch Licht zu vermuten, wobei die amöboid beweglichen Pigmentzellen eine Rolle spielen. Diese kontrahieren sich bei Licht und expandieren bei Dunkelheit und bedecken fast die ganze Oberfläche der Tracheenblasen.

Ein über Licht gesteuertes Regulationsvermögen der Tracheenblasen über die Pigmentzellen kann deshalb vermutet werden, und eine Expansion der Tracheenblasen bei abnehmenden Lichtintensitäten erscheint möglich.
Daneben soll noch einmal an den Einfluß von CO_2 auf die Expansion der Tracheenblasen erinnert werden, der bei genauerer Kenntnis der CO_2-Situation im Sediment und im

Kontaktwasser in Erwägung gezogen werden könnte.

Beim dann erfolgenden Aufsteigen der Larven und Überwinden des thermischen Gradienten stellt sich ein weiteres Problem ein. Bei steigender Temperatur erhöht sich der Druck in den Tracheenblasen. Temperaturerhöhung von 1 °C bewirkt bei gleichbleibendem Volumen eine Druckzunahme von 1/273. Die Tracheenblasen sind jedoch halbelastisch. Während des Regulationsvorgangs tritt außerdem eine vorübergehend zunehmende Elastizität ein. Unter der Annahme eines thermischen Gradienten von 10 °C und vollelastischen Tracheenblasenwänden würde dies rechnerisch einer Volumenzunahme von etwa 3,7 % des ursprünglichen Volumens bedeuten. Diese Volumenzunahme kann den Auftrieb passiv unterstützen. Gleichsinnig wirkt ebenfalls die Volumenzunahme infolge der Druckverminderung des hydrostatischen Drucks beim Aufstieg der Larven. In Verbindung mit der weitaus schnelleren Expansionsgeschwindigkeit gegenüber der Kontraktionsgeschwindigkeit der Tracheenblasen können damit schnelle Auftriebsgeschwindigkeiten erzielt werden.
Eigene Laborbeobachtungen zeigten, daß die Larven passiv langsam nach oben treiben und die Eigenbewegungen daran keinen Anteil haben. Da die Larven in dem Beobachtungsbehälter bei abnehmenden Lichtintensitäten aus dem Sediment, das keine Anzeichen anaerober Prozesse zeigte, in das Wasser aufstiegen, muß in der Lichtreaktion der wichtigste Faktor zur Tracheenblasenvergrößerung gesehen werden.

5.2.2 Die vertikalen Verteilungsmuster im Verlauf der Wanderung

Als Beispiel einer Wanderung soll eine Aufzeichnung vom 31.8./1.9.1974 dienen. Zu dieser Zeit war in 9 m Tiefe die ganze Larvenpopulation pelagisch und bestand

neben adulten Larven und Puppen der vorigen Generation aus Larvenstadien L1 - L4 der neuen Generation. Auf diese Weise kann das Wanderungsverhalten aller Larvenstadien und Altersklassen gleichzeitig untersucht werden. Ein weiterer Vorteil ist, daß das Ausmaß der Wanderung durch das Fehlen benthischer Larven genauer abgeschätzt werden kann. Gegenüber der Wanderung benthischer Larven hat sich für den Wanderungsablauf pelagischer Larven kein prinzipieller Unterschied finden lassen.
Die Verteilungsmuster in ihren zeitlichen Änderungen und die Häufigkeitsschwankungen sind in den Abbildungen 25 - 28 für jedes Larvenstadium getrennt dargestellt worden. Als Orientierungsgröße ist die 0 % O_2-Isoplete eingezeichnet worden. Im unteren Teil der Darstellungen sind die Längenfrequenzen der Larvenstadien für jede Tiefenstufe einzeln dargestellt. Adulte Larven, Vorpuppen und Puppen der vorigen Generation sind aufgrund ihrer geringen Häufigkeit graphisch nicht berücksichtigt worden, werden jedoch nachfolgend erwähnt.

Abb. 25 beschreibt die Wanderung der L4. Alle Larven befinden sich unterhalb der O_2-Sprungschicht im H_2S-reichen Hypolimnion und zeigen eine Normalverteilung im Vertikalverlauf. Die Längenfrequenzen der Larven vor und während des Aufstiegs zeigen eine zunehmende durchschnittliche Länge mit der Tiefenzunahme.

Der Beginn der Wanderung läßt sich auf etwa 40 - 50 min vor Sonnenuntergang festsetzen. Für die Aufstiegsgeschwindigkeit lassen sich etwa 4 m/h (bzw. 0,1 cm/sec) abschätzen. Die Wanderungsamplitude beträgt ca. 4 m. Die Larven befinden sich jetzt überwiegend über der Sprungschicht und bilden in einer Zonierung 100 %iger O_2-Sättigung etwas unterhalb von 3 m Tiefe das Häufigkeitsmaximum. Die obere Verteilung reicht bis unter die Wasseroberfläche. Das anschließend zu beobachtende leichte Absinken der Larven, das auch bei den L3 auf-

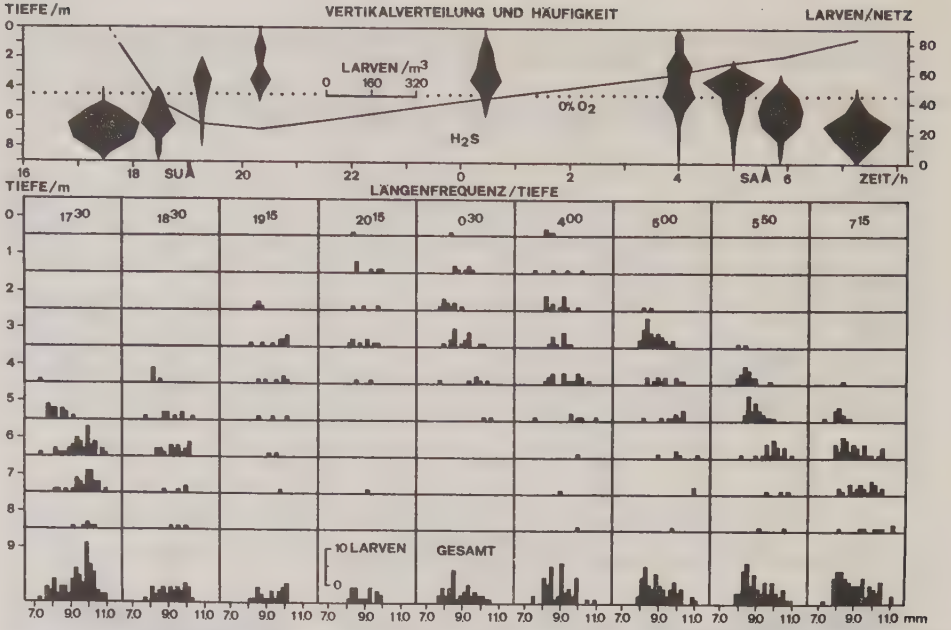

ABB. 25 VERTIKALVERTEILUNGSMUSTER, HÄUFIGKEITEN UND LÄNGENFREQUENZEN PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN DES 4.STADIUMS IM VERLAUF DER NÄCHTLICHEN WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9m TIEFE. SU: SONNENUNTERGANG, SA: SONNENAUFGANG.

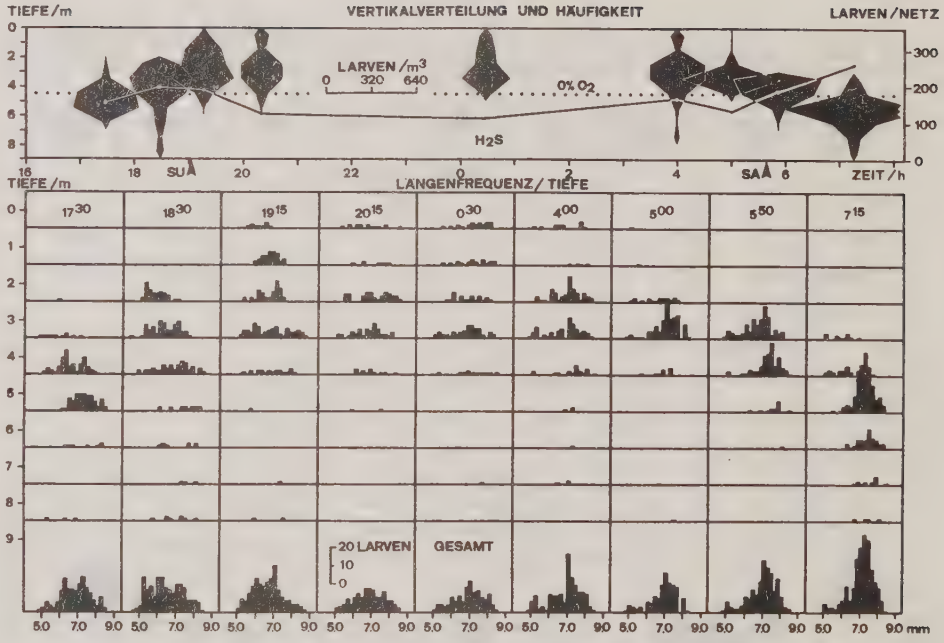

ABB. 26 VERTIKALVERTEILUNGSMUSTER, HÄUFIGKEITEN UND LÄNGENFREQUENZEN PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN DES 3. STADIUMS IM VERLAUF DER NÄCHTLICHEN WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9 m TIEFE.

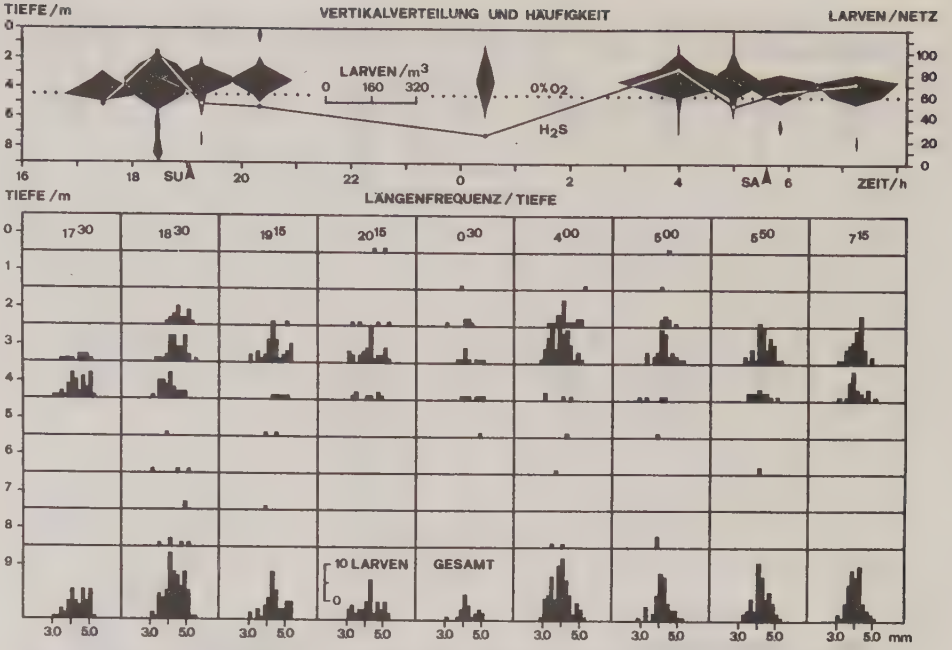

ABB 27 VERTIKALVERTEILUNGSMUSTER, HÄUFIGKEITEN UND LÄNGENFREQUENZEN PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN DES 2. STADIUMS IM VERLAUF DER NÄCHTLICHEN WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9 m TIEFE.

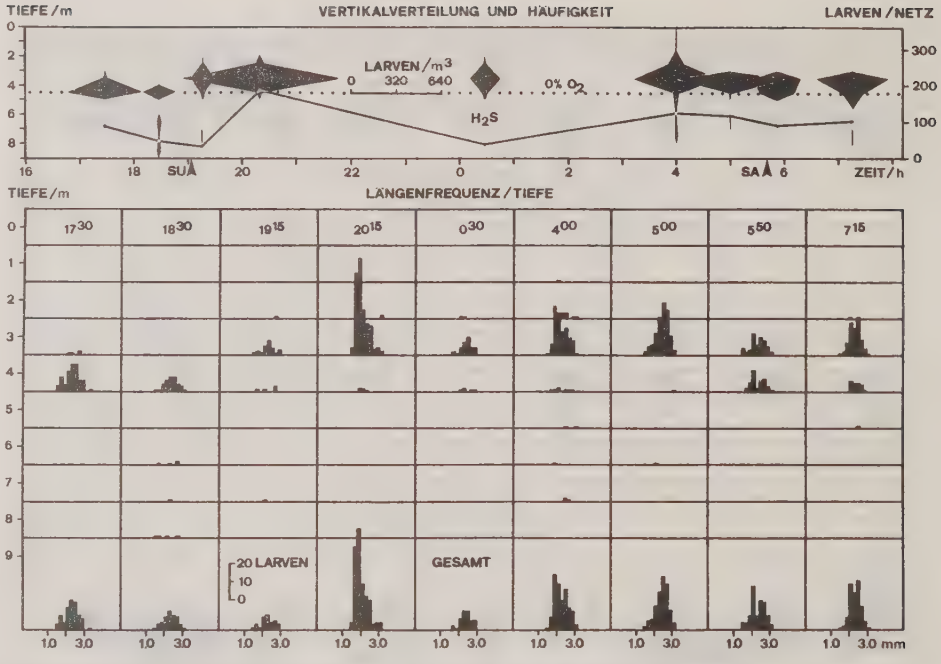

ABB. 28 VERTIKALVERTEILUNGSMUSTER, HÄUFIGKEITEN UND LÄNGENFREQUENZEN PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN DES 1. STADIUMS IM VERLAUF DER NÄCHTLICHEN WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9 m TIEFE.

tritt, könnte durch die Nahrungsaufnahme bedingt sein, die eine beträchtliche Kompensationsleistung von den Larven fordert.
Die Längenfrequenzen der Larven während des nächtlichen Aufenthalts im Epilimnion zeigen um 0:30 unterhalb von 3 m Tiefe die vor der Wanderung festgestellte Längenzunahme mit der Tiefe, oberhalb von 3 m Tiefe sind jedoch wieder Larven größerer Länge anzutreffen.

Schon 2 h vor Sonnenaufgang ist ein leichtes Absinken der Larven festzustellen, also lange vor Einsetzen der Helligkeitsregistrierung. Erst um 5:00 beim Einsetzen der Dämmerung verlassen auch die Larven die oberen Wasserschichten und wandern abwärts. Die Geschwindigkeit der Abwärtswanderung läßt sich mit 2 m/h (bzw. 0,05 cm/sec) abschätzen und ist damit halb so groß wie bei der Aufwärtswanderung. Nach 7:00 ist wieder das Verteilungsmuster des Vorabends festzustellen.
Beobachtungen anderer Wanderungen benthischer Larven zeigten wiederholt, daß die Larven sich vor dem Aufsuchen des Sediments noch längere Zeit darüber aufhalten. Es ist zu vermuten, daß sie dort erst eine bestimmte Lichtintensität als Zeitgeber erwarten, bevor sie das Sediment aufsuchen.
Auffälligste Erscheinung dieses Wanderungsablaufs ist die Häufigkeitsabnahme zu Beginn der Wanderung und die langsame erneute Zunahme im Laufe der Nacht, die am Morgen zu der alten Häufigkeit führt. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wird bestätigt durch die Tatsache, daß es sich aufgrund der Längenfrequenzen überwiegend um Larven größer als 10 mm handelt, die gleich nach Beginn der Wanderung verschwunden sind, im Verlauf der Nacht mit zunehmender Häufigkeit jedoch wieder erscheinen. Nach Abschluß der Wanderung zeigt die Häufigkeit und die Gesamtlängenfrequenz, daß die Situation durch die Dominanz kleiner Larven doch noch nicht der des Vorabends gleicht.

Die Vorpuppen und Puppen sind vor der Wanderung zwischen 6 - 9 m Tiefe, nach der Wanderung zwischen 7 - 8 m Tiefe anzutreffen. Beim Beginn der Registrierung befanden sich die ersten schon auf der Aufwärtswanderung.

Die Häufigkeitsabnahme im Verlauf der Wanderung und die erneute Zunahme im Verlauf der Nacht ist bei ihnen genauso wie bei den L4 festzustellen.

Abb. 26 beschreibt die Wanderung der L3. Ein Blick auf die Verteilung am nächsten Morgen zeigt, daß sie bei Beginn der Registrierung bereits auf der Aufwärtswanderung sind. Das Häufigkeitsmaximum liegt jedoch noch zwischen 5 und 6 m Tiefe wie am nächsten Morgen. Der größte Teil der Larven befindet sich wie die L4 unterhalb der Sprungschicht. Die Längenfrequenzen zeigen wie bei den L4 eine deutliche Längenzunahme mit der Tiefe. Die Aufwärtswanderung läuft mit einer Geschwindigkeit von etwa 1,9 m/h ab mit einer Amplitude von etwa 2,2 m. Das Häufigkeitsmaximum liegt zwischen 3 und 4 m Tiefe ebenfalls in der Zone 100 %iger O_2-Sättigung. Zwischen 20:15 und 4:00 sind in den oberen Wasserschichten ebenfalls einige größere Larven anzutreffen. Die Verteilungen der Längenfrequenzen der L3 und L4 während der Nacht unterscheiden sich also übereinstimmend von denen des Tages. Der Modellvorstellung des energiesparenden Schwebens folgend, suchen diese größeren Larven aktiv unter Energieaufwand höhere Horizonte auf. Betrachtet man die nächtlichen Häufigkeitsmaxima des Zooplanktons in Abb. 19 zwischen 0 und 1 m Tiefe, so wird die Ursache für diesen Aufwand ersichtlich. Dieser scheint durch den Vorteil mehrfach höherer Nahrungskonzentration gerechtfertigt zu sein.

Wie bei den L4 nimmt die Häufigkeit im Verlauf der Wanderung ab, jedoch wesentlich schwächer und undeutlicher ausgeprägt. Bei den fehlenden Larven scheint es sich gemäß der Gesamtlängenfrequenzen um mittlere Größen-

klassen zu handeln.
Nach 7:00 hat die Häufigkeit wieder zugenommen und liegt über der des Vorabends, die jedoch durch den früheren Wanderungsbeginn nicht genau die Ausgangssituation repräsentiert. Die Gesamtlängenfrequenzen zeigen im gesamten Wanderungsablauf leicht asymmetrische Normalverteilungen.

Abb. 27 beschreibt die Wanderung der L2. Diese ist wie auch bei den L1 schwach ausgeprägt mit einer Amplitude von nur etwa 1 m. Der Aufstieg vollzieht sich ebenfalls etwas früher als bei den L4 zwischen 17:30 und 18:30 mit einer Geschwindigkeit von etwa 1 m/h und bringt die Larven aus der O_2-Sprungschicht in eine Zonierung 100 %iger O_2-Sättigung. Gleich nach dem Aufstieg macht sich auch bei den L2 eine inverse Längenfrequenzverteilung mit der Tiefe bemerkbar, die bis zum Morgen anhält. Während sie um 17:30 noch ausgeglichen erscheint, ist sie um 18:30, 4:00 und 7:15 deutlich ausgeprägt. Um 0:30 ist wie bei den späteren Stadien ein Häufigkeitsminimum an Larven zu beobachten, deren Längenfrequenzen überraschenderweise die für die Tageseinstellung typische Verteilung zeigen. Die Häufigkeitsschwankungen liegen in einem Bereich, in dem man höchstens von einer Tendenz zur Abnahme während der Nacht sprechen kann.

Bis zur letzten Registrierung lag das Häufigkeitsmaximum noch zwischen 3 und 4 m Tiefe und zeigte eine nur sehr schwache Tendenz zum Absinken.

Abb. 28 beschreibt die Wanderung der L1. Entgegen der Auffassungen und Beobachtungen vieler Autoren führen die L1 im Heiligensee eine Wanderung durch, die in der Amplitude mit der Wanderung der L2 übereinstimmt. Auch die Geschwindigkeit dürfte in der gleichen Größenordnung liegen. Aufgrund der großen Häufigkeitsschwankungen und des schmalen Verteilungshorizonts soll auf eine Interpretation der Daten verzichtet werden. Das Häufigkeits-

maximum liegt ebenso nach dem Aufstieg, der jedoch erst nach 18:30 erfolgt, zwischen 3 und 4 m Tiefe und verändert sich bis zum Morgen nicht. Eine Tendenz zum Absinken ist jedoch um 7:15 festzustellen.

Zusammenfassend haben sich bei der Wanderung folgende Merkmale beobachten lassen:
Längenfrequenzen/Tiefe, Wanderungsgeschwindigkeiten und -amplituden stehen mit der Modellvorstellung zum Schwebeverhalten sowie experimentellen Befunden an Tracheenblasen im Einklang. Für die L4, L3 und L2 + L1 zusammengefaßt läßt sich für Wanderungsamplitude, Wanderungsgeschwindigkeit und Verteilungsmaxima der Stadien untereinander ein Verhältnis in grober Annäherung von 4 : 2 : 1 ableiten. Dieses Verhältnis kommt auch in den Wachstumsallometrien und Sinkgeschwindigkeiten der 4 Larvenstadien zum Ausdruck.

Die Aufstiegsgeschwindigkeiten sind doppelt so hoch wie die Abstiegsgeschwindigkeiten, die damit mit den experimentellen Befunden über die langsamere Kontraktionsfähigkeit der Tracheenblasen im Einklang stehen. Die verzögerten Absinkgeschwindigkeiten lassen auf ein passives langsames Absinken schließen.
Die Längenfrequenzen der L2, L3 und L4 zeigen im Verlauf der Wanderung eine inverse Verteilung mit abnehmenden Längen mit der Tiefe im Gegensatz zu den Längenfrequenzverteilungen am Tage. Zwischen diesem Verteilungswechsel und dem Zooplanktonmaximum zwischen 0 m und 1 m Tiefe scheint eine Korrelation zu bestehen.

Die Larvenstadien L1 - L4 haben ihr Häufigkeitsmaximum im gleichen Tiefenhorizont zwischen 3 m und 4 m Tiefe bei einer O_2-Sättigung von 100 %.

Kurz nach Beginn der Wanderung nehmen die Häufigkeiten der L4 und in kleinerem Umfang auch der L3 und L2 schnell ab, erreichen jedoch im Laufe der Nacht bis zum nächsten Morgen wieder ihre ursprüngliche Größe. Mit der Häufig-

keitsabnahme der L4 ist auch eine Abnahme überwiegend langer Larven verbunden.

Bei dem zuletzt erwähnten Phänomen liegt der Verdacht nahe, daß das Verschwinden großer Larven mit der Vertikalwanderung im Zusammenhang steht.
Einen Monat früher, am 2./3.8.1974, wird bei der Aufzeichnung einer nächtlichen Wanderung das gleiche Phänomen beobachtet. In Abb. 29 sind die Häufigkeitsänderungen beider Wanderungen der L4 noch einmal vergleichend gegenübergestellt.
Am 2./3.8.1974 werden nach 22:00 neben Larven der alten Generation auch die neuen L4 miterfaßt und getrennt dargestellt. Für beide Gruppen nimmt, nachdem die Larven nach Abschluß der Aufwärtswanderung das Häufigkeitsminimum gegen 22:00 erreicht haben, die Häufigkeit im Laufe der Nacht bis zum nächsten Morgen wieder zu mit etwa gleicher Häufigkeit der alten Larven um 6:30, also 2 h nach Sonnenaufgang. Die stärkste Zunahme ist nach Sonnenuntergang zu beobachten und scheint mit dem Abwärtssinken der Larven im Zusammenhang zu stehen. Obwohl zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgang, Aufwärts- und Abwärtswanderung und Häufigkeitsabnahme und Häufigkeitszunahme eine Korrelation ersichtlich ist, fällt am 31.8./1.9.1974 die vergleichsweise frühere Abnahme der Häufigkeit auf. Das erklärt sich aus den unterschiedlichen Tagesverteilungen der Larven. Am 2./3.8. sind die Larven während des Tages teilweise noch benthisch. Die pelagischen Larven der alten Generation, die zu dieser Zeit noch überwiegen, haben ihr Häufigkeitsmaximum zwischen 7 m und 8 m Tiefe, also 1 m tiefer als am 31.8./1.9.1974. Die größere Amplitude bedingt eine längere Aufwärtswanderung und damit die Zeitverschiebung der Häufigkeitsabnahme.
Beinhaltet diese Wanderung also eine horizontale Komponente, dann müßten sich diese Larven, da die Registrierung über der größten Tiefe in 9 m erfolgte, litoralwärts in Netzprobennahmen über allen Tiefen irgendwo

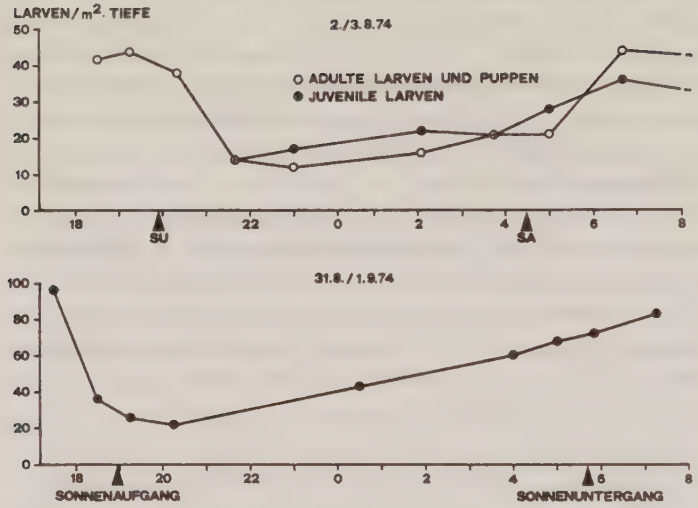

ABB. 29 ZEITLICHE ÄNDERUNG DER HÄUFIGKEIT VON CHAOBORUSLARVEN IM VERLAUF DER NÄCHTLICHEN TRANSVERSALWANDERUNG IM HEILIGENSEE IN 9 m TIEFE.

wiederfinden lassen.

5.5.3 Nachweis einer Transversalwanderung bei Chaoboruslarven

Um diese Hypothese einer Horizontalabwanderung der Larven zu prüfen, wurden am 24./25.6.1975 im Profil von 9 m bis in das Litoral Benthos- und Planktonproben während des Tages und der Nacht genommen und die gefundenen Häufigkeiten und Längenfrequenzen der Larven miteinander verglichen. Die Ergebnisse sind in Abb. 30 dargestellt.

Zu dieser Zeit sind die Larven während des Tages ausschließlich benthisch. In der Abbildung sind die Längenfrequenzen dieser Larven als helle Säulen auf dem ansteigenden Boden dargestellt. Die Verteilung reicht von 9 m bis 4 m Tiefe. Die Häufigkeitsmaxima sind bei 8 m und 7 m Tiefe. Für jede Tiefe ist die durchschnittliche Länge der Larven angegeben, unterschieden in Tages- und Nachtdurchschnittslänge. Das Längenmaximum während des Tages liegt demnach in 6 m Tiefe, aber auch von 7 m bis 9 m Tiefe sind große Larven anwesend. Die Häufigkeit nimmt in 5 m Tiefe bei geringer Längenabnahme stark ab, und in 4 m Tiefe sind nur noch ganz wenige Larven mittlerer Länge anzutreffen. Kontrollen ergaben keine pelagischen Larven während des Tages in allen Tiefen.

Betrachtet man die Situation bei Nacht, nachdem die Aufwärtswanderung stattgefunden hat, stellt man zunächst fest, daß die meisten Larven die Wanderung angetreten haben und nur ein geringer Prozentsatz mittlerer und kleiner Larven im Sediment von 9 m bis 7 m Tiefe zurückgeblieben ist, auf dem Boden gekennzeichnet als dunkle Säulen. Die Längenfrequenzen wandernder Larven sind auf der oberen Ebene der Wasseroberfläche als dunkle Säulen dargestellt. Rechts daneben sind die Durchschnittslängen

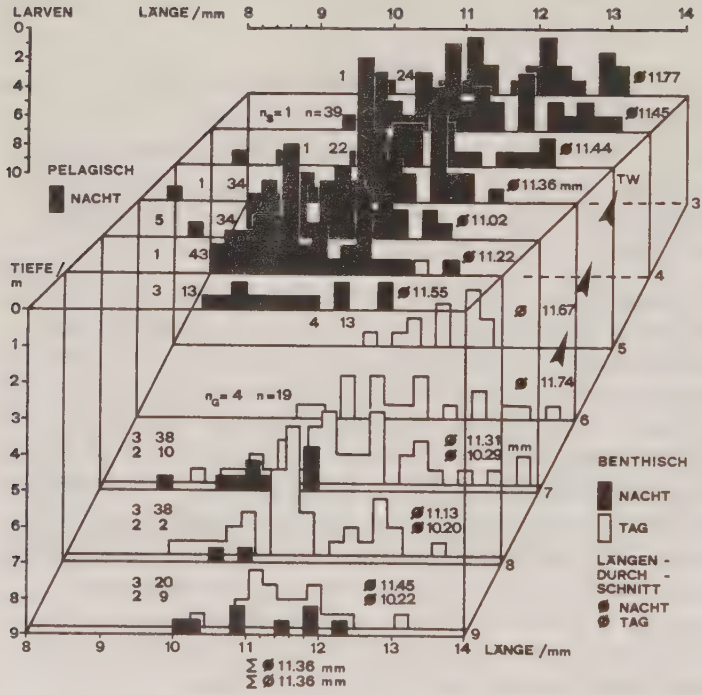

ABB. 30 LÄNGENFREQUENZ BENTHISCHER UND PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN WÄHREND DER TRANSVERSALWANDERUNG. HEILIGENSEE, HALBPROFIL 3 - 9 m TIEFE. n: LÄNGENMESSUNGEN VON n LARVEN AUS n_s SCHLIESSNETZ - BZW. n_G GREIFER-PROBEN. TW: TRANSVERSALWANDERUNG. 24.6.1975

angegeben. Die Unterschiede zwischen abgewanderten und zurückgebliebenen Larven in den Längenfrequenzen und der Durchschnittslänge sind hoch signifikant. Die Larven in 5 m und 6 m Tiefe haben die Wanderung quantitativ angetreten und sind im Sediment nicht mehr nachweisbar.

Bei Betrachtung der pelagischen Larven zeigt sich, daß Larven jetzt bis in das Litoral über 3 m Tiefe vordringen und somit über Tiefen nachgewiesen werden, in denen sie während des Tages im Sediment nicht vorkommen.

Andererseits kommt es über 9 m Tiefe zu der schon bekannten Häufigkeitsabnahme, die sich hier aber nicht in einer durchschnittlichen Längenabnahme äußert. Die größten Längenabnahmen sind in 7 m und 6 m Tiefe zu verzeichnen. Über 4 m und 3 m Tiefe nehmen die Häufigkeiten stark zu mit den höchsten Durchschnittslängen über 3 m Tiefe. Über 2 m bis O m Tiefe wurden jedoch keine Larven mehr nachgewiesen. Dieser sprunghafte Rückgang im Litoral ereignet sich im Bereich von nur wenigen Metern.

Dieser Befund erklärt damit die wiederholt beobachtete Abnahme von Larven während der Wanderung. Diese haben unter Berücksichtigung der horizontalen und vertikalen Entfernungsverhältnisse eine überwiegend horizontale Wanderung in das Litoral angetreten, deren Richtung sofort nach Beginn der Wanderung eingeschlagen wird. Während der Nacht wandern die Larven schon wieder zurück. Dabei können sie, offenbar bevor sie das Sediment wieder aufsuchen, noch längere Zeit über dem Sediment in horizontaler Richtung schwimmen und die Bedingungen bezüglich Temperatur, Konsistenz und anderer Faktoren prüfen. Das würde die häufige Beobachtung des verzögerten Aufsuchens des Sediments aus Freilanduntersuchungen und Echolotaufzeichnungen erklären. Aus diesen Befunden läßt sich die Wanderungsbewegung als schwebend bis horizontal schwimmend charakterisieren. Zur Abschätzung der horizontal zurückgelegten Entfernung sei eine Wande-

rung aus 6 m Tiefe in das Litoral in 3 m Tiefe angenommen. Dann würde eine Entfernung von etwa 50 m von den Larven im Verlauf einer Wanderung von 2,5 h zurückgelegt werden. Das entspricht einer Geschwindigkeit in horizontaler Richtung von 20 m/h und stellt damit eine erstaunliche Schwimmleistung der Larven dar.

In Anbetracht der wesentlich größeren horizontalen als vertikalen Komponente bei der Wanderung erscheint die Bezeichnung Vertikalwanderung nicht mehr zutreffend. Es ist zu vermuten, daß bei vielen Untersuchungen über Vertikalwanderungen die Möglichkeit derartig starker Horizontalverschiebung nicht in Erwägung gezogen wurde und die Untersuchungen folglich punktuell statt über ein räumlich-zeitliches Netz verteilt durchgeführt wurde. Die Schwankungen der Häufigkeit werden dabei meist mit statistisch zufälligen Abweichungen erklärt. Da sich mit großer Wahrscheinlichkeit derartige Ergebnisse auch in anderen Gewässern nachweisen lassen, wird statt der Bezeichnung Vertikalwanderung die Bezeichnung Transversalwanderung vorgeschlagen, die dieser Erscheinung weitaus gerechter wird.

Dieses Ergebnis erklärt jetzt mehrere Beobachtungen im Jahreszyklus der Larven, die zunächst ohne Erklärung bleiben mußten. Indem die Larven derartig ausgedehnte Transversalwanderungen ausführen, haben sie die Möglichkeit, kurzfristig auf Veränderungen der Umweltparameter zu reagieren und andere Zonierungen aufzusuchen. Das unerwartete Häufigkeitsmaximum in 7 m statt in 9 m Tiefe nach der Vollzirkulation erhält somit seine Erklärung. Auch die während des Frühjahrs einsetzende Horizontalverschiebung der Larven in Richtung Litoral, wahrscheinlich im Zusammenhang mit einem aktiven Aufsuchen eines Temperaturoptimums für die bevorstehende Verpuppung, wird durch dieses Phänomen verständlich.

5.5.4 Korrelation zwischen den Transversalwanderungen des Zooplanktons und der Chaoboruslarven

Ungeklärt blieb bis jetzt, welche Ursache das horizontale Wandern der Larven hat und welche richtungsweisenden Orientierungsgrößen die Larven dabei ausnützen können.
Aus den vorliegenden hydrographischen Daten läßt sich ein Gradient für ein derartig deutlich ausgeprägtes Verhalten nicht herausinterpretieren.

Bei der Untersuchung über die Wanderungen des Zooplanktons wurde ebenfalls durch die Abnahme der Häufigkeit in großer Tiefe und die Häufigkeitszunahme in flacheren Gebieten der Nachweis einer Transversalwanderung erbracht. Das Phänomen der nächtlichen Häufigkeitszunahme von Zooplankton im Litoral und das morgendliche Verschwinden ist bekannt und wurde als Uferflucht des Zooplanktons bezeichnet (BURCKHARDT 1910, SIEBECK 1964). Vorliegende Untersuchungen demonstrierten wiederholt diesen Ablauf.
Da für die soeben beschriebene Transversalwanderung der Larven vom 24./25.6.1975 ebenfalls Tages- und Nachtverteilungen des Zooplanktons bis in den vorderen Litoralbereich vorliegen, kann ein Vergleich der Wanderung des Zooplanktons und der Larven vorgenommen werden. Im Verlauf der Transversalwanderung des Zooplanktons wurde eine Häufigkeitsabnahme über der größten Tiefe in 9 m und eine starke Zunahme der Häufigkeit über 7 m Tiefe beobachtet. Im Litoral über 2 m bis 4 m Tiefe wurden nachts die stärksten Zooplanktonkonzentrationen pro Raumeinheit festgestellt. Insgesamt konnte auf eine deutlich ausgeprägte litoralwärts gerichtete Wanderung geschlossen werden. Überdies bestand im Verlauf der Zeit Mai bis Juni ein Gradient in der Tageshäufigkeitsverteilung zwischen Seemitte und Litoral.
Ohne auf die Ursachen dieses Phänomens einzugehen, das

bis jetzt meines Wissens ohne Erklärung geblieben ist, scheint zwischen der nächtlichen Wanderung des Zooplanktons und der Wanderung der Larven eine enge Beziehung vorzuliegen.

5.5.5 Korrelation zwischen Wanderungsamplitude und O_2-Partialdruck

Bei der Untersuchung der nächtlichen Wanderung der Larven traf eine Beobachtung für alle Stadien zu: der aufgesuchte Horizont lag in einem Bereich 100 %iger O_2-Sättigung.
Wenn die Wanderung also im Zusammenhang mit der Atmung steht, ist der O_2-Partialdruck für einen schnellen Gasaustausch von großer Bedeutung. Die Tracheenblasen von Larven, die sich während des Tages im Hypolimnion unter hohen H_2S-Konzentrationen aufhalten, enthalten also dieses Gas neben Stickstoff und möglicherweise CO_2, bis die Larven die Sprungschicht durchwandern und in zunehmende O_2-Konzentrationen gelangen. Der Gasaustausch erfolgt passiv durch Diffusion der Gase durch die für Gase permeable Tracheenblasenwand, wie die Experimente von KROGH (1911), DAMANT (1924) und TERAGUCHI (1975) ergaben. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist neben molekularen Eigenschaften des Gases von dessen Partialdruck abhängig. Unter der Voraussetzung eines vollständigen und schnellen Gaswechsels müßte folglich ein großer Partialdruck des aufzunehmenden Gases gefordert werden. Das scheint die Ursache des Aufenthalts der Larven in der 100 %igen O_2-Zonierung zu sein. Um eine Korrelation zwischen diesem Horizont und dem Häufigkeitsmaximum der Larven im Jahresverlauf nachzuweisen, müßten Situationen gefunden werden, bei denen eine Verlagerung dieser Sättigungshorizonte eine Verlagerung der Häufigkeitsmaxima nach sich ziehen.

In Abb. 31 sind synoptisch im Jahresverlauf Isothermen, O_2- und H_2S-Isolinien, pelagische Tages- und Nachtverteilungen pelagischer Chaoboruslarven und die nächtlichen Verteilungsmuster des Zooplanktons übereinander graphisch dargestellt und können somit leicht verglichen werden.
Zwischen der thermischen Entwicklung und den Verteilungsmustern der Larven und des Zooplanktons läßt sich kein Zusammenhang erkennen. Die Isothermen zeigen in ihrem Verlauf eine zum Boden hin zunehmende Erwärmung, die von der Vollzirkulation unterbrochen wird, bis sich der Vorgang der Erwärmung von der Wasseroberfläche her sich wiederholt.
Zwischen der zeitlichen O_2- und H_2S-Entwicklung und den Verteilungsmustern der Larven und des Zooplanktons ist eine klare Korrelation zu erkennen.

Die während der Stagnation sich in der Tiefenlage wenig ändernde O % O_2-Isoplete drückt sich bei den Verteilungsmustern des Zooplanktons in einer starken Abnahme unterhalb dieser Sprungschicht aus. Nächtlich wandernde Larven zeigen während dieser Zeit Verteilungshäufigkeiten in Tiefenhorizonten höherer O_2-Sättigung. Dem leichten Absinken der O_2-Sprungschicht im September kurz vor der Vollzirkulation folgt das Zooplankton nach.

Deutlicher wird die Beziehung zwischen Wanderungsamplitude der Larven und Entwicklung der O_2-Situation in der Zeit des Schichtungsaufbaus nach der Vollzirkulation im Frühjahr. Eine Registrierung der nächtlichen Wanderung der Larven zeigt im Mai ein Häufigkeitsmaximum zwischen 5 m und 4 m Wassertiefe mit einer oberen Verbreitung bis 2 m, einer unteren dagegen nur bis 6 m Tiefe. Das Maximum zeigt eine Beziehung zum 10 %- bis 100 % O_2-Sättigungshorizont, die beide um nur etwa 1 m voneinander getrennt übereinanderliegen. Die Larven sind während des Tages alle benthisch, die O_2-Konzentration am Boden erreicht O % Sättigung und die ersten

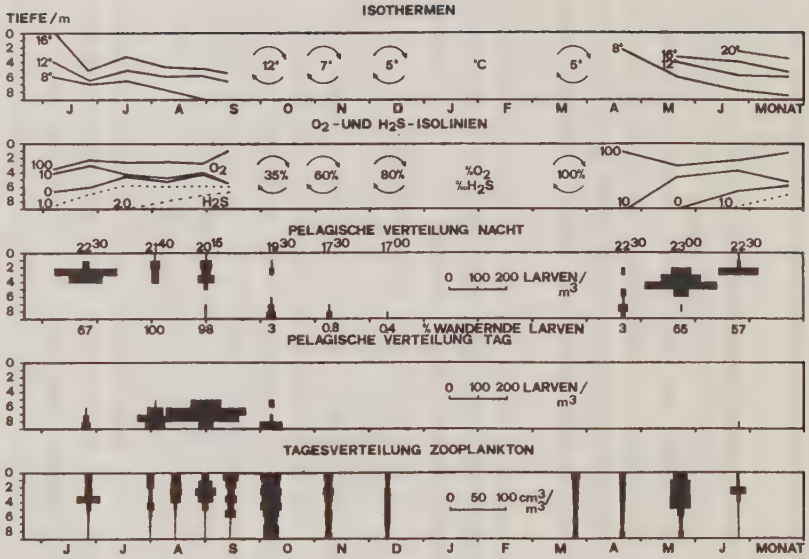

ABB.31 EINFLUSS DER O_2 - UND H_2S - SÄTTIGUNGSKONZENTRATIONEN AUF DIE VERTIKALVERTEILUNGS-MUSTER PELAGISCHER CHAOBORUS FLAVICANS - LARVEN UND ZOOPLANKTON IM JAHRESVERLAUF 74/75, HEILIGENSEE, 9 m TIEFE.

Larven zeigen Anzeichen zum Verlassen des Sediments während des Tages.
Einen Monat später im Juni wanderte die 0 %-Isoplete um etwa 2 m, die 10 %- und die 100 %-Isopleten um etwa 1 m aufwärts. Das nächtliche Häufigkeitsmaximum der Larven folgt diesem Anstieg ebenfalls um etwas mehr als 1 m.

Dieses Ergebnis steht also mit der Annahme im Einklang, wonach der O_2-Partialdruck hinsichtlich des Gaswechsels der Tracheenblasen für die wandernden Larven von entscheidender Bedeutung für die vertikale Tiefeneinstellung ist.
Daß diese Korrelation selbst in horizontaler räumlicher Ausdehnung sichtbar wird, zeigt Abb. 32. Durch die Verlagerung der 10 % O_2-Isoplete zwischen 7 m und 9 m Tiefe reicht die Verteilung der Larven über 7 m Tiefe bis in 5 m Tiefe, über 9 m Tiefe jedoch nur bis 3 m Tiefe. Die Häufigkeitsmaxima in 3 m Tiefe sind in beiden Fällen mit der 100 % O_2-Isoplete korreliert.
Zwischen den nächtlichen Häufigkeitsmaxima des Zooplanktons und der Larven scheint keine Korrelation zu bestehen.
Demnach scheint O_2 im Zusammenhang mit dem physiologischen Zustand der Larven von entscheidender Bedeutung zu sein.

5.5.6 Korrelation zwischen hypolimnischen Häufigkeitsmaxima und H_2S-Konzentrationen

Im Verlauf der sommerlichen Stagnation und der Zunahme von H_2S vom Sediment her gehen zunehmend mehr benthische Larven während des Tages zur pelagischen Lebensweise im Hypolimnion über.
In Abb. 31 wandert im Verlauf des Augusts das Häufigkeitsmaximum pelagischer Larven über dem Sediment etwa im gleichen Verhältnis aufwärts wie die H_2S-Konzentration.

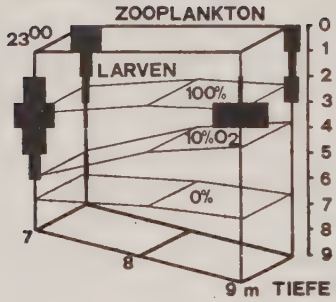

ABB. 32 NÄCHTLICHE VERTIKALVERTEILUNG VON CHAOBORUSLARVEN UND ZOOPLANKTON IN ABHÄNGIGKEIT VON DER O_2-SÄTTIGUNGSKONZENTRATION. HEILIGENSEE, 24.6.1975.

Andererseits verändert die O % O_2-Isoplete während dieser Zeit ihre Lage kaum. Das sich nach oben verlagernde Häufigkeitsmaximum wird nicht durch den Zuwachs nachrückender L4 der neuen Generation beeinflußt, sondern betrifft gleiche Längenklassen, wie eine differenzierte Betrachtung, beispielsweise nur der Vorpuppenstadien, ergibt.
Dadurch, daß die sich nicht verändernde O % O_2-Isoplete weiterhin eine limitierende Wirkung auf eine nach oben gerichtete Ausbreitung ausübt, ist neben dem direkten Zusammenhang zwischen H_2S-Konzentration und Häufigkeitsmaximum auch indirekt die Negativreaktion der Larven auf O_2 nachgewiesen.
Durch die im zeitlichen Verlauf etwas dichter werdende Verteilung der Larven gleich unterhalb der Sprungschicht und die den wechselnden O_2-Horizonten sich ständig anpassenden Verteilungsmuster pelagischer Junglarven wird die große Bedeutung des O_2 für die Larven unter diesen Extrembedingungen erkennbar.

Nachdem nun im ökologischen Teil die Wirkung der Umweltfaktoren auf die morphologischen und physiologischen Anpassungsmechanismen der Chaoboruslarven und ihre Reaktionen auf die Eigenschaften des Ökosystems erkennbar wurden, soll jetzt die Frage gestellt werden, ob das beobachtete Verhaltensspektrum der Larven ausschließlich als Reaktion auf äußere Reize aufzufassen ist oder ob es in den Larven selbst Mechanismen gibt, die ihre Reaktionen zeitlich koordinieren und von zufälligen Schwankungen der Umweltfaktoren unabhängiger machen.

Bei den hochspezialisierten Verhaltensweisen der Chaoboruslarven, deren Lebensweise fast ausschließlich im Dunkeln abläuft, könnte an einen Rhythmus gedacht werden, der die lebenserhaltende Wanderung auch dann garantiert, wenn einmal der für die Larven sehr kurz wirksame Umweltreiz des Hell-Dunkel-Wechsels ausfällt.

Den Larven stehen im Sediment offenbar keine Informationen als Zeitgeber zur Verfügung. Ihnen bliebe nur die Möglichkeit, das Sediment stochastisch oder durch physiologische Zustände bedingt zu verlassen und die Lichtbedingungen zu prüfen.
Unter der Voraussetzung eines Vorteils des koordinierten Wanderns für die Larven als Ergebnis des Wechselspiels zwischen positiven und negativen Auswirkungen, müßte eine Rhythmik gefordert werden, die einem geophysikalisch bedingten Rhythmus mit konstanter Schwingung angepaßt ist bzw. entspricht.

Es ist naheliegend, aufgrund der festgestellten adaptiven Verhaltensweisen einen dem Hell-Dunkel-Wechsel angepaßten Rhythmus zu vermuten.
Nach Experimenten von La ROW (1968, 1969) zeigen Chaoboruslarven unter konstanten Licht- bzw. Dunkelbedingungen eine endogene Rhythmik des Wanderungsverhaltens. Auch im Sediment machen sich rhythmische Aktivitäten bemerkbar, die gegen Sonnenuntergang zum Aufsteigen der Larven im Sediment führen.

In den folgenden Untersuchungen soll geklärt werden, ob sich auch in Freilanduntersuchungen solche rhythmischen Aktivitäten im Sediment bemerkbar machen und ob diese sich auf stoffwechselphysiologische Zustände in den Larven zurückführen lassen.

6.0 BIOCHEMISCHER TEIL

6.1 Problemstellung

Glycolytische Prozesse nehmen bei Organismen unter anaeroben Umweltbedingungen bei der Energiegewinnung eine zentrale Stellung ein. Energiegewinn erfolgt dabei durch den Abbau von Glykogen über Glucose zu Lactat. Entsprechend hohe Lactatdehydrogenase (LDH)-Aktivitäten fand AUGENFELD (1966) besonders bei solchen aquatischen Dipterenlarven, die zeitlich überwiegend unter anaeroben Bedingungen leben. Chaoboruslarven zeigen nach diesen Ergebnissen gegenüber Chironomidenlarven signifikant höhere LDH-Aktivitäten, die offenbar auf die aktive Ortsbewegung und den Aufenthalt im O_2-freien Hypolimnion zurückzuführen sind. Daraus läßt sich folgern, daß zwischen motorischer Aktivität der Organismen und LDH-Aktivität eine positive Korrelation besteht.

Während der Sommerstagnation ist das Hypolimnion etwa 4 Monate frei von O_2. Da in den Larven Lactat unter langem O_2-Abschluß bald zu extrem hohen Konzentrationen führen würde, bieten sich für die Larven zwei Möglichkeiten an:

1. Herabsetzung der gesamten Stoffwechselaktivität und Motorik sowie Verfall in eine Diapause bis zur nächsten Vollzirkulation. Die Larven von Chaoborus flavicans können längere Zeit unter sehr niedrigem O_2-Partialdruck ihren Erhaltungsstoffwechsel ohne erkennbare Schädigung aufrechterhalten (HARNISCH 1953, SIKOROWA 1968) und selbst begrenzte Zeit unter höheren H_2S-Partialdrucken überleben (PROKEŠOVA 1963).

   Während der winterlichen Stagnation bei Eisbedeckung der Gewässer ist diese Resistenz gegen O_2-Mangel und H_2S bei niedrigen Temperaturen ein wichtiges adaptives Merkmal zur Arterhaltung.
   Der Lebenszyklus von Chaoboruslarven ist jedoch so

in das Ökosystem eingepaßt, daß die Phase der stärksten Entwicklung und Metamorphose in die Sommerstagnation mit den stärksten anaeroben Prozessen im Hypolimnion fällt.

2. Aktives Aufsuchen des O_2-reichen Epilimnions und Abbau hoher Lactatkonzentration. Nachdem in den vorliegenden Untersuchungen über mögliche Ursachen bei der Herausbildung einer Wanderung im Verlauf der Evolution die überragende Bedeutung des O_2 ersichtlich wurde, scheint unter der Voraussetzung des Abbaus von Lactat in einer O_2-reichen Umgebung die Wanderung jetzt unter diesen Aspekten eine elementare Begründung zu erhalten.

Die von La ROW (1970) nachgewiesene Förderung bzw. Unterdrückung der Wanderung nur über den O_2-Partialdruck bewies eigentlich nur die schon erwähnte Negativreaktion der Larven auf O_2 unter dem Aspekt des Selektionsdrucks. Über den Zusammenhang mit der Respiration konnte dieser Befund keine Aussage machen.
Die Feststellung aller Autoren, daß die Wanderung im Experiment wie im Freiland, selbst unter extremen anaeroben Bedingungen, nie von allen Larven durchgeführt wird, enthält einen Hinweis, der möglicherweise die stoffwechselphysiologischen Bedingungen der Larven im Zusammenhang mit der Atmung berücksichtigt.

Dieses Phänomen gab den Anstoß zu den folgenden Untersuchungen. Als Arbeitshypothese wurde angenommen, daß die durch O_2-Mangel ausgelöste Wanderung nur die sichtbare Reaktion eines in den Larven vorliegenden Stoffwechselzustandes darstellt.
Es wäre naheliegend gewesen, aufgrund der Literaturhinweise LDH-Aktivitäten nicht nur einmalig vergleichend, sondern zeitlich-räumlich differenziert in Serienuntersuchungen zu messen. Die Schwierigkeit lag darin, die im Freiland gesammelten Larven quantitativ und schnell

entsprechend vorzubehandeln. Unter der Annahme, daß die Messungen von Metabolitkonzentrationen ebenfalls zur vorliegenden Fragestellung Aufschluß geben, wurden an Larven Messungen von Lactat- und Glucosekonzentrationen in Abhängigkeit von den Larvenstadien, Altersklassen und zeitlich-räumlichen Verteilungsmustern vorgenommen.

6.2.0 Materialgewinnung

Benthische Larven im 4. Stadium und Puppen wurden mit Hilfe des Sedimentgreifersystems aus 3 cm-Sedimentfraktionen gewonnen und sofort mit Äther in 1 ml-Reaktionsgefäßen der Firma Eppendorf fixiert. Die Reaktionsgefäße bestehen aus Polyäthylen, laufen nach unten konisch zu und sind fest verschließbar, so daß ein Verdampfen des Äthers verhindert wird. Es wurde versucht, eventuelle Veränderungen der Metabolitkonzentrationen während des Fraktionierungsvorgangs durch schnelles Arbeiten mit dem Sedimentgreifersystem weitgehend kleinzuhalten.

Pelagische Larven wurden mit dem Senkschließnetz in 1 m-Intervallen gesammelt und wie oben beschrieben fixiert.
Neben Larven des 4. Stadiums wurden auch Larven des 2. und 3. Stadiums aus Proben von Ende August in einigen Messungen miterfaßt.

6.2.1 Vorbehandlung der Proben

Die Larven wurden einzeln bzw. als Summe einer Sedimentfraktion der Ätherfixierung entnommen, gemessen, wieder in die Reaktionsgefäße überführt und im Vakuum bis zur Gewichtskonstanz gefriergetrocknet. Danach wurde eine Wägung der Trockensubstanz durchgeführt. Zur Inaktivierung noch aktiver Enzyme wurden die Larven 1 h mit Eis-

essig inkubiert und erneut lyophilisiert. So vorbehandelt konnten die Proben bei - 20 °C bis zur Weiterverarbeitung aufbewahrt werden.

6.2.2 Herstellung des Extrakts

Mittels eines konisch eingeschliffenen Glasstabs wurden 1 bis maximal 20 Larven in den 1 ml-Reaktionsgefäßen mit 500 µl kochendem vollentsalztem Wasser homogenisiert. Der Extrakt wurde 60 min bei 100 °C im Wasserbad inkubiert. Anschließend wurde 5 min mit 10 000 Umdrehungen/min zentrifugiert. 400 µl des Überstands wurden zur sofort anschließenden Messung überführt.

6.2.3 Messung der Lactatkonzentration

Lactat-Dehydrogenase (LDH) katalysiert die Reaktion

$$\text{Lactat} + NAD^+ \xrightleftharpoons{\text{LDH}} \text{Pyruvat} + NADH + H^+$$

Das Gleichgewicht liegt bei Zugabe von Hydrazin auf der Seite von Pyruvat und die Oxidation von Lactat verläuft quantitativ. Meßgröße ist das reduzierte NAD^+.

Ansatz:

300 µl	Puffer (1 M Glycin, 0,8 M Hydrazin, pH 8,6)
40 µl	NAD^+
100 µl	H_2O
100 µl	Extrakt
5 µl	LDH
545 µl	im Ansatz

Die Messung erfolgte im Spektralphotometer (GILFORD) bei 340 nm. In der Regel wurden Doppelbestimmungen durchgeführt und die Mittelwerte graphisch dargestellt.

6.2.4 Messung der Glucosekonzentration

Hexokinase (HK) katalysiert die Reaktion

$$\text{Glucose} + \text{ATP} \xrightleftharpoons{\text{HK}} \text{Glucose-6-phosphat} + \text{ADP}$$

Glucose-6-phosphat - Dehydrogenase (G6P-DH) katalysiert die Reaktion

$$\text{Glucose-6-phosphat} + \text{NADP}^+ \xrightleftharpoons{\text{G6P-DH}} \text{Gluconat-6-phosphat} + \text{NADPH} + \text{H}^+$$

Vorversuche, Glucose und Glucose-6-phosphat getrennt zu bestimmen, zeigten meist keinen Anteil der Glucose an der Gesamtkonzentration. Deshalb wurde das BOEHRINGER Enzymgemisch Hexokinase/Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (HK/G6P-DH) verwendet und durch Kopplung beider Reaktionen die Gesamtglucosekonzentration in einem gemeinsamen Ansatz bestimmt. Meßgröße ist das reduzierte $NADP^+$.

Ansatz:	625 µl	Tris-Puffer, pH 7,6
	25 µl	$NADP^+$
	25 µl	ATP
	55 µl	H_2O
	50 µl	Extrakt
	5 µl	HK/G6P-DH
	785 µl	im Ansatz

Die Messung erfolgte ebenfalls bei 340 nm.

6.3.0 Ergebnisse der Metabolitenmessungen im Lebenszyklus der Larven von Chaoborus flavicans MEIGEN

Die Meßdaten der Lactat- und Glucosekonzentrationen stammen von Probennahmen im Verlauf eines Jahres und erfassen die wichtigsten Ereignisse benthischer und pelagischer Larven in ihrem Lebenszyklus.
Der Beginn der Darstellung der Ergebnisse soll mit dem bekannten Phänomen der Wanderung und den Tagesaktivi-

täten benthischer Larven im Sediment gemacht werden. Aus diesem Grund wird zuerst die Situation der Larven der vorjährigen Generation nach dem Schichtungsaufbau zu Beginn der Sommerstagnation beschrieben.

6.3.1 Tagesrhythmik und Wanderung vom 25. und 26.6.

In Abb.33 sind die Ergebnisse einer Tagesrhythmik benthischer Larven in einer Registrierung vom Vormittag bis nach Sonnenuntergang dargestellt. Die Verteilungsmuster und Häufigkeiten der Larven und deren Trockengewicht, Lactat- und Glucosekonzentration sind zeitlich korrespondierend übereinander dargestellt.

Der Abnahme von Larven, besonders aus der Sedimentschicht zwischen 0 cm und 6 cm Tiefe zwischen 10:00 und 14:00 folgt keine Abnahme des Trockengewichts, jedoch sinken Lactat- und Glucosekonzentration stark ab. Das kann zwei Gründe haben:

1. Die Lactat- und Glucosekonzentration aller Larven nimmt ab, aber nur ein Teil der Larven verläßt das Sediment.
2. Es verlassen nur Larven mit höheren Konzentrationen an Lactat und Glucose das Sediment.

Die folgenden Befunde werden zeigen, welche Möglichkeit zutrifft. Die abgewanderten Larven waren mit dem Schließnetz nicht zu erfassen, jedoch im Sedimentgreifer mit Acrylglasaufsatz in der Kontaktzone nachweisbar.

Bis 17:00 nimmt die Häufigkeit im Sediment wieder langsam zu und die benthischen Larven bewegen sich aufwärts zur Sedimentoberfläche. Ebenso steigt das Trockengewicht und die Glucosekonzentration an.

Zwischen 17:00 und 18:00 sucht ein großer Teil offensichtlich leichter Larven das Sediment wieder auf. Das Verteilungsmuster gleicht dem des Vormittags mit einer

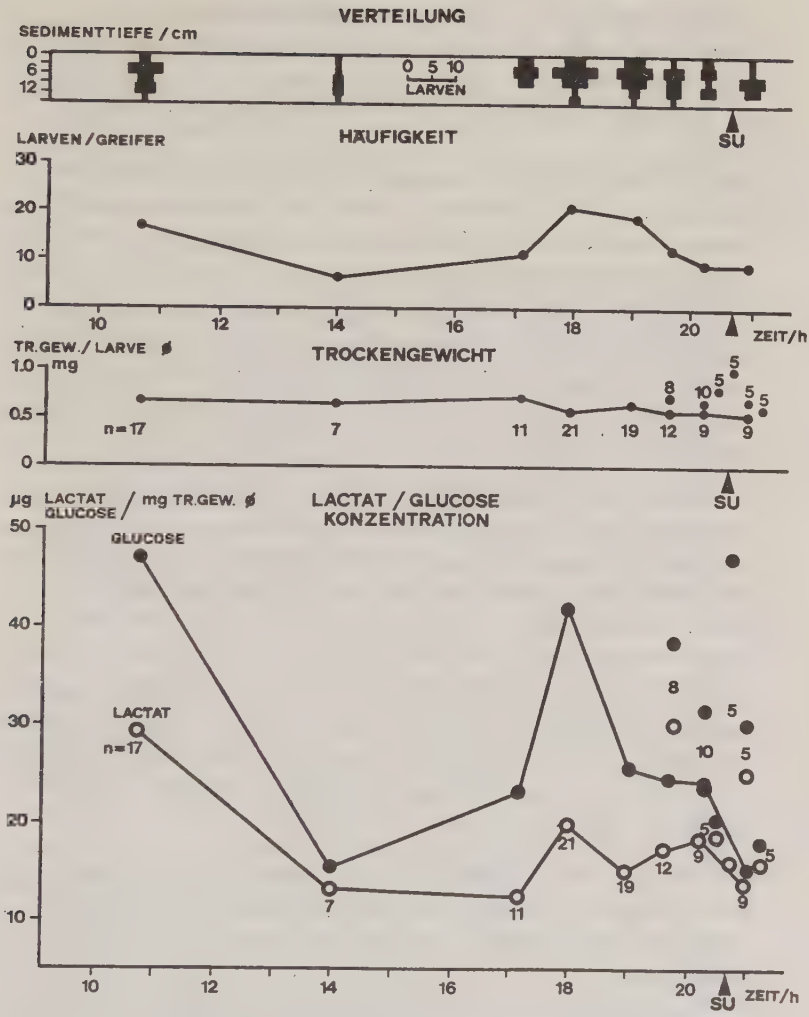

ABB. 33 TAGESRHYTHMIK BENTHISCHER UND WANDERNDER CHAOBORUS - LARVEN. HEILIGENSEE, 7m TIEFE AM 26.6.75. SU: SONNENUNTERGANG. ⬤ n REPRÄSENTIERT DAS MITTEL AUS n MESSWERTEN. VERBUNDENE SYMBOLE: BENTHISCHE PHASE, FREIE SYMBOLE: PELAGISCHE PHASE.

Verschiebung von 8 h. Die Häufigkeit erreicht etwa 2 h 40 min vor Sonnenuntergang ein Maximum. Dabei sinkt das Trockengewicht ab und die Lactat- und Glucosewerte steigen an, ohne jedoch die Werte vom Vormittag zu erreichen.
Daß von den beiden Erklärungen dieser beobachteten Phänomene die zweite zutrifft, zeigt der nachfolgende Ablauf, der der nächtlichen Wanderung vorausgeht:

Zwischen 18:00 und 19:00 verlassen bereits wieder einige leichtere Larven mit hohen Lactat- und Glucosekonzentrationen etwa 2 h vor Sonnenuntergang das Sediment. Danach verlassen in der Folge auch schwerere Larven das Sediment und verharren in der Kontaktzone, bis ein Schwellenwert für Licht das Signal für die Wanderung gibt.

Es nehmen etwa 57 % der benthischen Larven an der Wanderung teil; 43 % bleiben nachts im Sediment. Im Pelagial werden nach Abschluß der Aufwärtswanderung nur noch 38 % der benthischen Larven erfaßt. Der Fehlbetrag von 19 % resultiert aus dem litoralwärts gerichteten Abwandern überwiegend großer Larven.

Um 19:40, also 1 h vor Sonnenuntergang, sind die Larven bereits im Plankton erfaßbar. Das mittlere Trockengewicht gegenüber den verbleibenden benthischen Larven ist deutlich höher und nimmt in der Folge zu, kulminiert gegen Sonnenuntergang und nimmt wieder ab.

Die Lactat- und Glucosewerte, insbesondere der ersten aufsteigenden Larven, zeigen ein Maximum und sind gegenüber den verbleibenden benthischen Larven signifikant erhöht.
Um 21:00 zeigt das Verteilungsmuster im Sediment ein Minimum an Larven in den oberen Sedimentschichten als Zeichen der stattgefundenen Aufwärtswanderung.

Die schwankende Häufigkeit benthischer Larven ist folglich nicht zufällig bedingt, sondern Ausdruck einer Rhythmik, die sich im wechselnden Aufenthalt der Larven

zwischen Sediment und Kontaktzone bzw. zwischen Sediment und Pelagial äußert.

Um 22:30 ist das Häufigkeitsmaximum wandernder Larven im Pelagial zwischen 2 m und 3 m Tiefe in einem starken O_2-Gradienten von 126 % bis 23 % O_2-Sättigung anzutreffen.

Zur Erleichterung der Interpretation des soeben beschriebenen Vorgangs rhythmischer Aktivitäten der Larven im Sediment sind in Abb. 34 die Zusammenhänge zwischen Trokkengewicht, Lactat- und Glucosekonzentration für jede Sedimentfraktion differenziert dargestellt. Besonders auffällig wird jetzt die vertikale Dynamik der Larven durch die Trockengewichtszunahme in der 0 - 3 cm Fraktion mit der gleichzeitigen starken Abnahme in der 6 - 9 cm Fraktion. Die Konzentrationsänderungen von Lactat und Glucose zeigen dagegen in allen Fraktionen übereinstimmend den gleichen Verlauf einer Abnahme während des Tages und einer Zunahme vor Sonnenuntergang.

Da der Aufstieg der Larven nicht gleichzeitig stattfindet, sondern sich über einen Zeitraum von mehr als einer Stunde erstreckt, soll in einer weiteren Untersuchung ermittelt werden, in welcher Reihenfolge die Larven das Sediment verlassen. Die Registrierung erfolgte am Vorabend der soeben beschriebenen Wanderung, also am 25.6., ebenfalls in 7 m Tiefe, da hier zu dieser Zeit das Häufigkeitsmaximum benthischer Larven vorlag.
In gleichen Zeitabständen wurden die Larven nach dem Verlassen der Kontaktzone Wasser/Sediment mit dem Senkschließnetz beim Durchschwimmen des 7 m - 6 m-Intervalls gefangen und ausgewertet. Abb. 35 beschreibt diesen Vorgang.

Um 19:40 sind die ersten Larven über dem Sediment anzutreffen. Die Aufwärtswanderung setzt um 19:50 ein und erreicht ihr Häufigkeitsmaximum um 20:30 gegen Sonnenuntergang. Die letzten wanderungsbereiten Larven ver-

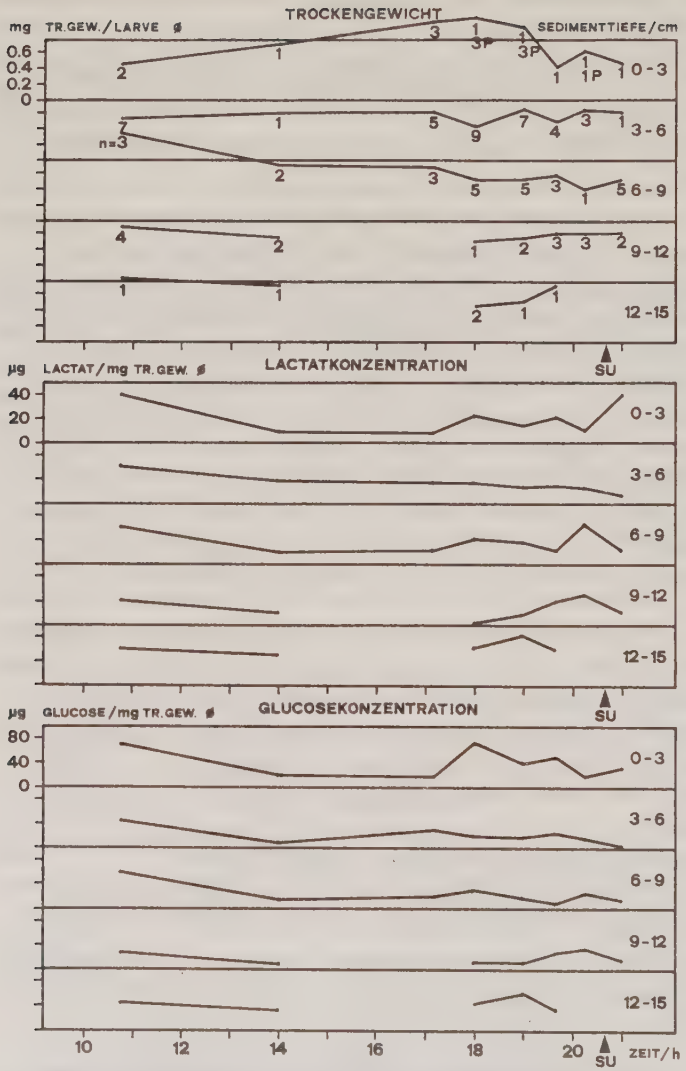

ABB. 34 ø TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION IM TAGESRHYTHMUS BENTHISCHER CHAOBORUSLARVEN AUS SEDIMENTFRAKTIONEN IN 3 cm INTERVALLEN. HEILIGENSEE. 7 m TIEFE AM 26.6.75 . n = MITTELWERT AUS n LARVEN. SU: SONNENUNTERGANG . P: PUPPEN.

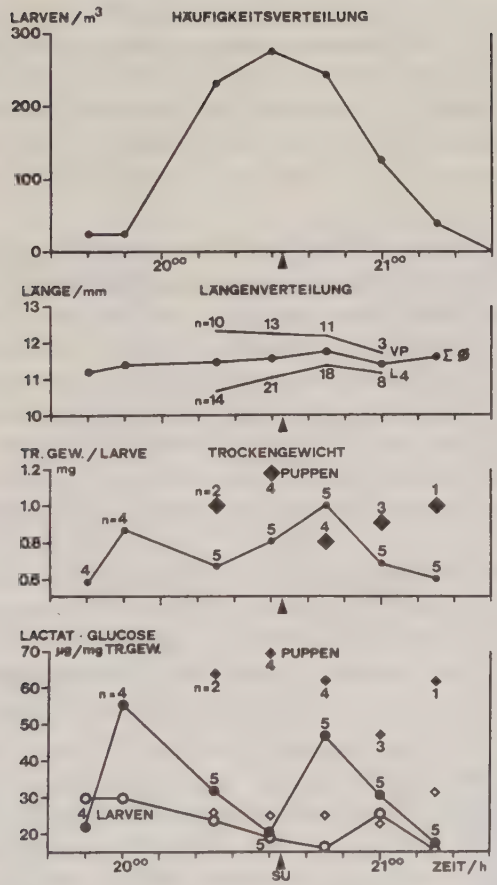

ABB. 35 HÄUFIGKEITS- UND LÄNGENVERTEILUNG, TROCKENGEWICHT UND LACTAT-GLUCOSEKONZENTRATION WANDERNDER CHAOBORUSLARVEN BEIM VERLASSEN DES SEDIMENTS UND DURCHGANG DURCH DAS 7–6 m INTERVALL. HEILIGENSEE, 7m TIEFE AM 25.6.75. VP: VORPUPPEN L_4: 4. LARVALSTADIUM. ○◇ LACTAT, ●◆ GLUCOSE. SU: SONNENUNTERGANG.

lassen um 21:15 das Sediment. Die durchschnittliche Länge nimmt im zeitlichen Verlauf zu, jedoch zeigt eine differenzierte Betrachtung, daß zuerst die längsten Vorpuppen und die kürzesten Larven wandern. Die Länge kulminiert um 20:45 etwa zusammen mit dem Häufigkeitsmaximum. Gleichzeitig erreicht das Trockengewicht der Larven sein Maximum. Die letzten aufsteigenden Larven haben zwar fast maximale Länge, sind jedoch relativ am leichtesten.

Die korrespondierenden Lactat- und Glucosekonzentrationen zeigen zu Beginn der höchsten Werte. Die niedrigsten Konzentrationen sind gegen Ende der Wanderung bei den letzten aufsteigenden Larven zu finden. Während bei den längsten und schwersten Larven sehr hohe Glucosekonzentrationen festzustellen sind, erreichen die Lactatkonzentrationen fast ein Minimum. Demnach scheint die Lactatkonzentration negativ mit der Länge, die Glucosekonzentration jedoch positiv mit dem Gewicht korreliert zu sein.
Um diesen interessanten Befund näher zu überprüfen, wurden noch einmal die Ergebnisse über die Tagesaktivitäten benthischer Larven vom 26.6. herangezogen und die Lactat- und Glucosekonzentration gegen das Trockengewicht in Abhängigkeit von der Sedimentfraktion aufgetragen.

Aus dieser Darstellungsweise in Abb. 36 wird jetzt erkennbar, daß leichte Larven zwischen 0,4 und 0,5 mg Trockengewicht Träger hoher Lactat- und Glucosekonzentrationen sind, während Larven mit dem Durchschnittsgewicht zwischen 0,5 und 0,7 mg minimale Werte aufweisen. Mit zunehmendem Wachstum steigen besonders bei den Vorpuppenstadien die Glucosewerte wieder stark an, während die Lactatwerte trotz einiger Ausnahmen mehr oder weniger gleichbleiben. Trotz der teilweise großen Streuung der Werte weisen alle Ergebnisse im Jahresverlauf auf den gleichen Zusammenhang hin, der in der folgenden Darstel-

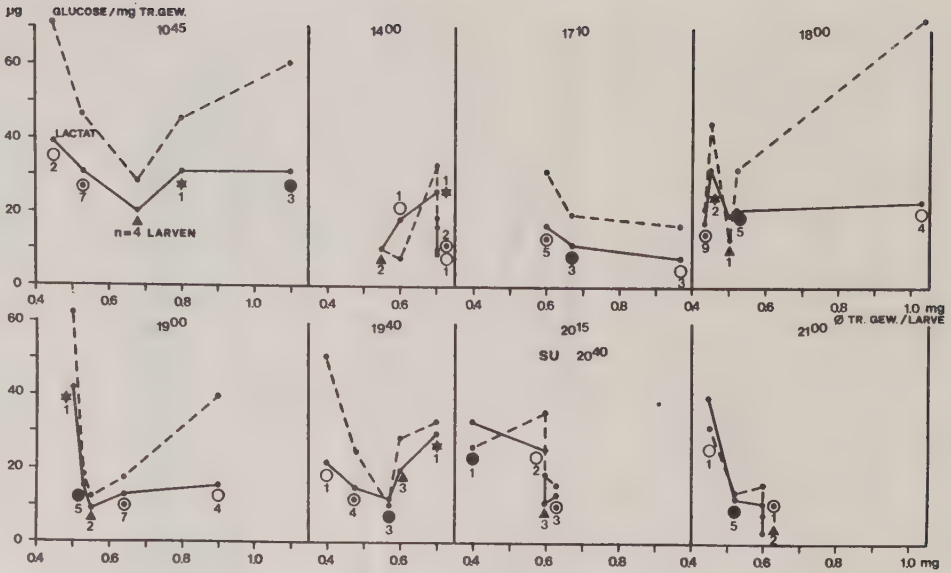

ABB. 36 ZUSAMMENHANG ZWISCHEN TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION VON CHAOBORUSLARVEN. BENTHISCHE LARVEN AUS SEDIMENTFRAKTIONEN IM TAGESVERLAUF VOM 26.6.75 IN 7m TIEFE, HEILIGENSEE. SYMBOLE DER FRAKTIONEN IN cm: ○ 0-3, ◎ 3-6, ● 6-9, ▲ 9-12, ✱ 12-15. JEDER PUNKT IST DER MESSWERT VON n LARVEN.

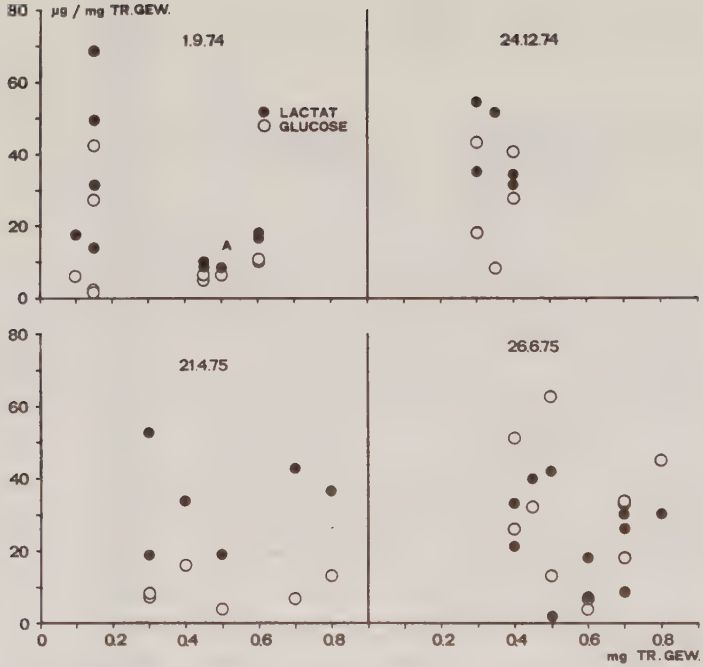

ABB. 37 TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION EINZELNER LARVEN IM 4. STADIUM VERSCHIEDENEN ALTERS. A: VORIGE GENERATION.

lung herausgestellt ist.

Abb. 37 zeigt die Konzentrationen aus Einzelmessungen von Larven im Verlauf ihres Wachstums von der Junglarve bis zur adulten Larve vor der Metamorphose.

Junge Larven im September mit einem Trockengewicht zwischen 0,1 und 0,2 mg weisen in ihren Konzentrationen die größten Streuungen auf. Im Wachstumsverlauf bildet sich bei zunehmender Gewichtsstreuung ein parabolischer Zusammenhang aus mit hohen Lactat- und Glucosekonzentrationen bei jungen Larven des jeweiligen Stadiums. Besonders die hohen Lactatwerte sind vermutlich auf erhöhte Stoffwechselleistungen bei der Organumbildung (Kopf, Tracheenblasen usw.) zurückzuführen.

Die Ergebnisse der Messungen an Puppen von der Wanderung am 26.6. weisen ebenfalls auf einen Zusammenhang zwischen Trockengewicht, Glucosekonzentration und Wanderungssequenz hin, jedoch liegen hierzu zu wenige Daten vor.

Die Glucosekonzentration ist im Mittel gegenüber den Larven signifikant höher, dagegen ist die Lactatkonzentration nur wenig höher und läßt keine Korrelation mit dem Gewicht erkennen.
Unter der Voraussetzung, daß Lactat-Pool- und Lactat-Dehydrogenase (LDH)-Aktivität weitgehend in einem proportionalen Verhältnis stehen, scheint der Unterschied, den AUGENFELD (1966) zwischen den LDH-Aktivitäten von Larven und Puppen von Chironomus gefunden hat, zwischen Larven und Puppen von Chaoborus flavicans nicht zu bestehen. Obwohl er zwischen Organismen, die O_2-Mangel ertragen können und solchen, die diese Fähigkeit nicht besitzen, aufgrund seiner Klassenbildung von sehr unterschiedlichen aquatischen Organismengruppen keine Korrelation zu den LDH-Aktivitäten findet, zeigt ein Vergleich seiner Einzelergebnisse zwischen Larven und Puppen der gleichen Art, daß eine derartige Korrelation durchaus besteht. So zeigen die Puppen von Chironomus

geringere LDH-Aktivitäten als die Larven, und Tanytarsuslarven als Vertreter oligotropher O_2-reicher Seen halb so hohe LDH-Aktivitäten wie Chironomuslarven. Diese Larven und Puppen haben allerdings auch nicht die Möglichkeit, sich durch größere Wanderungen anaeroben Bedingungen zu entziehen. Dagegen scheinen die Puppen von Chaoborus flavicans durch ihre regelmäßige Teilnahme an der Wanderung auf eine Korrelation zwischen Lactatkonzentration und hohem O_2-Bedarf hinzuweisen. Nach den Untersuchungen von SIKOROWA (1968) liegen Hinweise vor, daß nach einer Larvalentwicklung unter sehr niedrigem O_2-Partialdruck wichtige Wachstumsprozesse vor der Metamorphose ausfallen und ein Schlüpfen der Puppen daher nicht stattfindet.
Ebenso entscheidend dürften sich O_2-Mangel und hohe Lactatkonzentration für die Puppen und den Schlüpfvorgang der Imagines auswirken.

Zusammenfassend kann aus den vorliegenden Ergebnissen und den zitierten Befunden geschlossen werden, daß zwischen der hohen Lactatkonzentration und der vollständigen Wanderung der Puppen eine Korrelation vorzuliegen scheint.
Es ist jedoch zu bedenken, daß andererseits geringe LDH-Aktivitäten bzw. geringe Lactatkonzentrationen doch nicht zwingend mit einer geringeren Resistenz gegen anaerobe Bedingungen korreliert sein müssen, da bei manchen aquatischen Dipterenlarven noch andere Wege der Energiegewinnung außer des Abbaus von Glykogen zu Lactat beschritten werden.

6.3.2. Die Wanderung pelagischer Larven in der Nacht vom 31.8. zum 1.9.

Zwischen Juni und August geht die Anzahl der Larven durch das Schlüpfen der Imagines immer stärker zurück. Ab Anfang August erscheinen schubweise die Larven der neuen Generation. Sie halten sich zusammen mit den letzten Larven, Vorpuppen und Puppen der vorigen Generation pelagisch im O_2-freien Hypolimnion auf. Die Verteilungsmuster pelagischer Larven wurden bereits im Abschnitt "Wanderung der Larven" diskutiert.

Abb. 38 beschreibt die nächtliche Wanderung dieser Larven (s. auch Abb. 25 - 28). Für die Messungen der Lactat- und Glucosekonzentrationen wurden Larven aus Serienfängen vor, während und nach der Wanderung untersucht. Neben Vorpuppenstadien wurden Messungen von Larven der neuen Generation, L2 - L4, vorgenommen. Die L1 waren wegen ihrer geringen Größe während der Dunkelheit nur schwer aus den Netzproben auszulesen.

Die Abnahme größerer Larven des 4. Stadiums während der Nacht und die erneute Zunahme an kleineren Larven mit wesentlich höheren Lactatkonzentrationen am nächsten Morgen sind Folge der schon erwähnten Transversalwanderung. Die Annahme, im Mittel geringere Lactatwerte nach der Wanderung am nächsten Morgen zu finden, hat sich nicht bestätigen lassen. Trotz der Erfassung anderer Größenklassen am nächsten Morgen hat es den Anschein, daß die Lactat- und Glucosekonzentrationen im Verlauf der Wanderung zunehmen und ihr Maximum erst am nächsten Morgen erreichen.

In Abb. 39 sind zur besseren Übersicht dieses Befunds die Lactat- und Glucosekonzentrationen gegen das Trokkengewicht aufgetragen. Eine Konzentrationszunahme ist demnach erst in der zweiten Nachthälfte zu beobachten. Grundsätzlich treten in allen drei Untersuchungen die

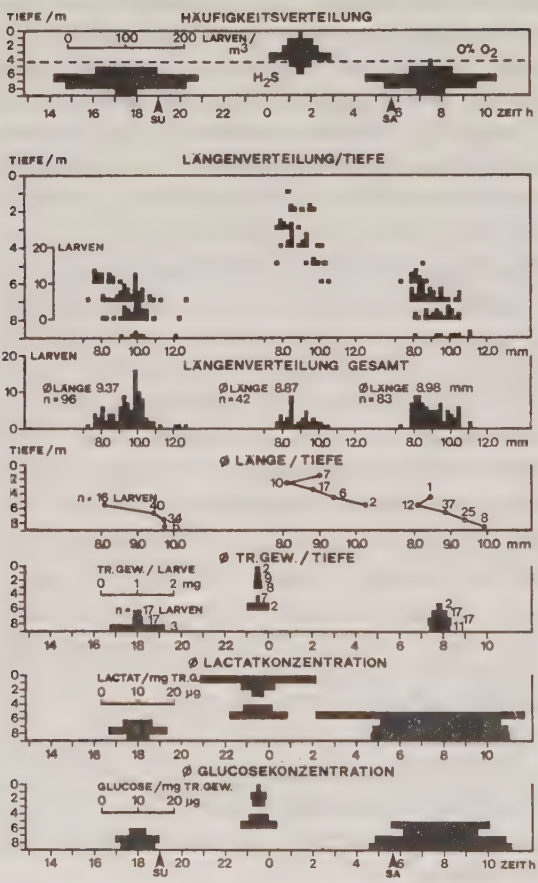

ABB. 38 HÄUFIGKEITS - UND LÄNGENVERTEILUNG, TROCKENGE - WICHT, LACTAT - UND GLUCOSEKONZENTRATION PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN IM 4. STADIUM VOR, WÄHREND UND NACH DER WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9 m TIEFE. SU: SONNENUNTERGANG, SA: SONNENAUFGANG.

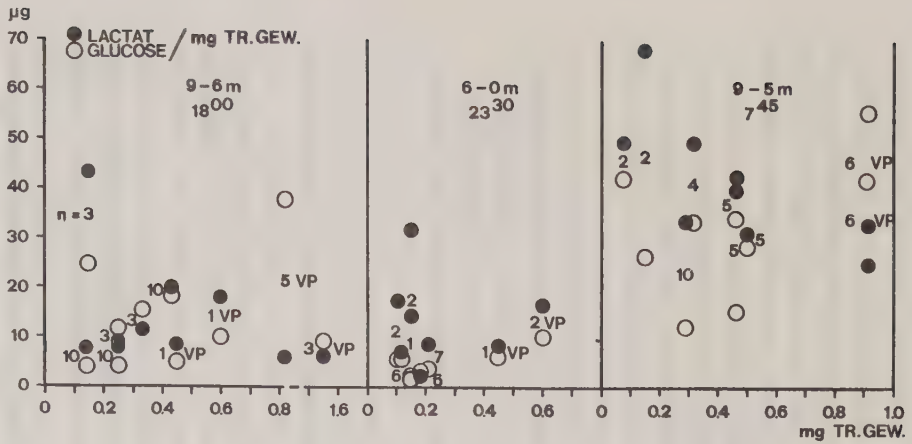

ABB. 39 ZUSAMMENHANG ZWISCHEN TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION PELAGISCHER LARVEN IM 4. STADIUM IM VERLAUF DER WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9 m TIEFE. VP: VORPUPPENSTADIEN DER VORIGEN GENERATION.

höchsten Lactatkonzentrationen bei kleinen Larven auf. Bei der Verteilung um 23:30 zeichnet sich für die Lactat- und Glucosekonzentrationen zwischen jungen und alten Larven bzw. Vorpuppen wieder ein parabolischer Zusammenhang ab.

Der unerwartete Befund höherer Lactat- und Glucosekonzentration am nächsten Morgen nach der Wanderung läßt den Schluß zu, daß der Lactatabbau sich erst im Verlauf des nächsten Tages vollzieht, wobei den Stoffwechselprozessen der in den Tracheenblasen enthaltene O_2 zur Verfügung steht. Diese Vermutung würde mit der Beobachtung des Häufigkeitsmaximums benthischer Larven mit sehr hohen Lactatkonzentrationen am Vormittag des 26.6. im Einklang stehen. Tatsächlich sind die Lactatkonzentrationen beim Häufigkeitsmaximum am Abend vor der Wanderung geringer als am Vormittag und lassen auf einen Lactatabbau während des Tages schließen. Bei den Larven, die zwischen den Häufigkeitsmaxima das Sediment verlassen, könnte es sich dann um die Larven handeln, die die vorige Wanderung ausgelassen haben.

6.3.2.0 Problem des Gaswechsels und der O_2-Speicherung

Unklar bleibt allerdings nach den bisherigen Befunden, wie die Larven bei der Abwärtswanderung in das Hypolimnion ihren O_2-Vorrat in den Tracheenblasen vor einem vorzeitigen erneuten Gasaustausch durch H_2S sichern können. Die bereits zitierten Experimente zeigen, daß die Tracheenblasen jedes angebotene Gas, falls es unter entsprechend hohem Partialdruck steht, im Austausch passiv aufnehmen. Denkbar wäre, daß die Larven während ihres pelagischen Aufenthalts deshalb ihre Aufenthaltstiefe nach oben verlagern, weil der H_2S-Partialdruck mit der Tiefe und dem zeitlichen Verlauf zunimmt und der O_2-Vorrat damit gegen H_2S ausgetauscht würde. Somit könnte die

wechselnde Aufenthaltstiefe pelagischer Larven im Hypolimnion Ausdruck eines Kompromißzustands zwischen dem O_2-Partialdruck in den Tracheenblasen und dem H_2S-Partialdruck im umgebenden Medium sein.

Allerdings scheinen bei diesem Vorgang noch andere Mechanismen beteiligt zu sein. In seinen Untersuchungen weist HARNISCH (1953, 1956) im reduzierten Fettkörper, der aus blasigen Gebilden im Thorax besteht, Vorgänge starker Reduktion nach und vermutet eine Gassekretion. Unter anaeroben Bedingungen schwellen diese Blasen stark an, unter O_2-Einwirkung dagegen schrumpfen sie zusammen. Aus seinen Befunden kommt er zu der wichtigen Aussage, daß die O_2-Aufnahme aus dem Medium und der O_2-Verbrauch der Atmung zwei unabhängige Größen sind.
Diese Befunde sprechen für einen komplexen Zusammenhang des Speichervermögens der Tracheenblasen mit den umliegenden Geweben.

Im folgenden sollen die Meßergebnisse für das 3. Larvenstadium dargestellt werden.
Abb. 40 zeigt die Verteilungsmuster der L3 vor, während und nach der Wanderung. Sie ähneln denen der L4 bis auf das 1 m höher liegende Häufigkeitsmaximum im Hypolimnion. Zur Zeit der Probennahme um 18:00 befanden sich diese Larven schon auf der Aufwärtswanderung und konnten nicht mehr quantitativ in ihrer Verteilung erfaßt werden.
Die Lactat- und Glucosekonzentrationen liegen bei den ersten beiden Registrierungen in der Größenordnung wie bei den L4 und zeigen im Gegensatz zu diesen auch nach der Wanderung keine Erhöhung.
Mehr Aufschluß über die Korrelationen zwischen Gewicht und Lactat- bzw. Glucosekonzentration bringt die Abb. 41, in der vergleichend die Summe aller Meßwerte der Stadien 2 - 4 gegenübergestellt sind.

Trockengewicht, Lactat- und Glucosekonzentrationen der

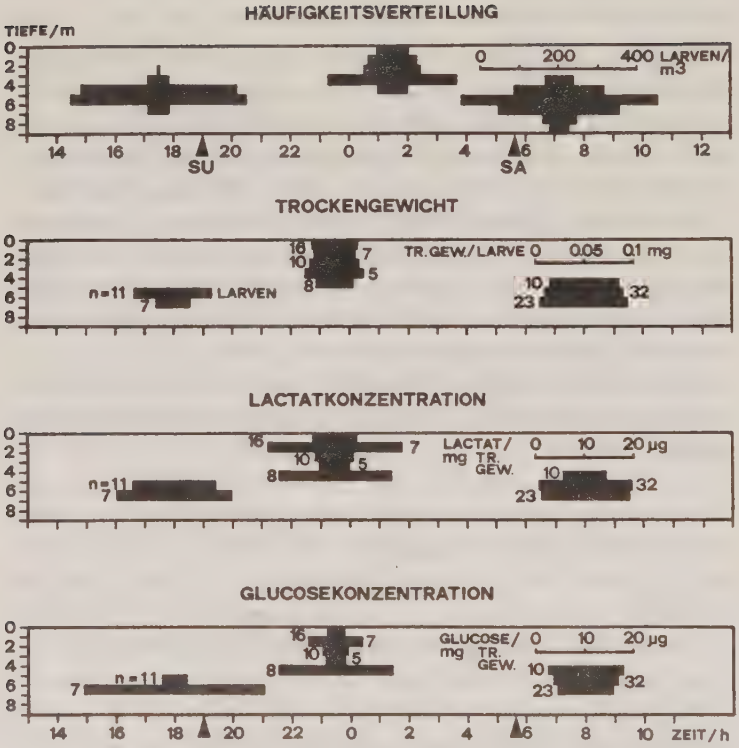

ABB. 40 HÄUFIGKEITSVERTEILUNG, TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION PELAGISCHER CHAOBORUSLARVEN IM 3. STADIUM IM VERLAUF DER WANDERUNG AM 31.8./1.9.74 IM HEILIGENSEE, 9 m TIEFE.

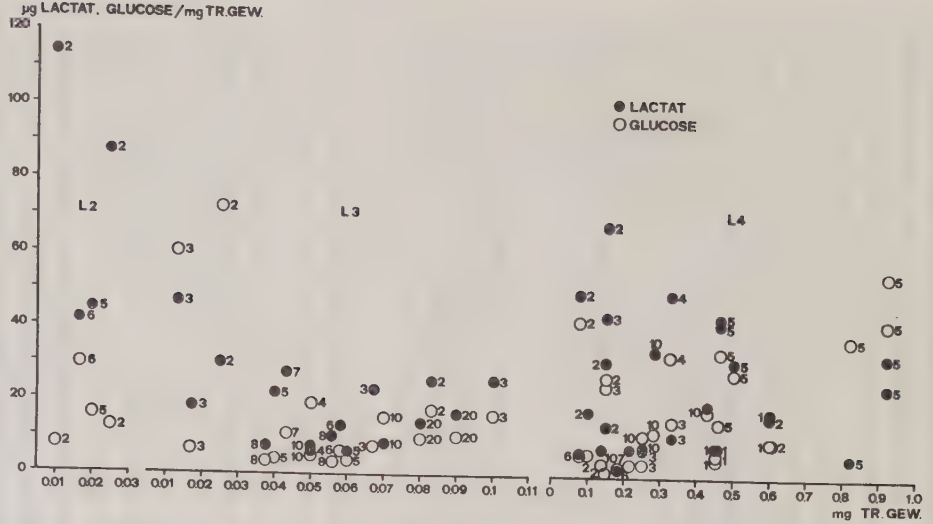

ABB. 41 VERGLEICH VON LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATIONEN DER LARVALSTADIEN 2-4 VON CHAOBORUS FLAVICANS AM 31.8./1.9.74, HEILIGENSEE, 0-9 m. JEDER PUNKT REPRÄSENTIERT DEN MESSWERT VON n LARVEN.

L3 entsprechen dem bei den L4 gefundenen parabolischen Zusammenhang. Die Zunahme vor der Häutung zum nächsten Stadium und die hohen Werte nach der Häutung, besonders deutlich am Ende des 4. Stadiums, sind offenbar Ausdruck verstärkter Stoffwechselaktivität vor der nächsten Häutung bzw. Metamorphose.

Die absolut höchsten Lactatkonzentrationen wurden bei den wenigen Messungen relativ großer Larven des 2. Stadiums gefunden. Obwohl diese sich tagsüber im Epilimnion etwas über der O_2-Sprungschicht aufhalten, deuten diese Werte auf hohen Energieaufwand beim Nahrungserwerb unter niedrigem O_2-Partialdruck hin. Ein Aufenthalt unterhalb dieser Schicht als "Schutzbarriere" während des Tages scheint unter diesen physiologischen Gesichtspunkten zusammen mit dem verminderten Nahrungsangebot nicht möglich zu sein.
Die mittlere Lactatkonzentration lag bei den L2 bei 39 µg/mg (n = 15), bei den L3 bei 16 µg/mg (n = 129) und bei den L4 bei 33 µg/mg Trockengewicht (n = 71), allerdings nur unter Berücksichtigung der Larven der neuen Generation.
Die Differenz zwischen den L3 und den L4 ist trotz großer Streuung signifikant.

Die korrespondierende Glucosekonzentration beträgt im Mittel bei den L2 20 µg/mg (n = 15), bei den L3 12 µg/mg (n = 129) und bei den L4 16 µg/mg Trockengewicht (n = 71).
Läßt man das 2. Stadium wegen der zu geringen Meßwerte großer Larven unberücksichtigt, so ist vom 3. zum 4. Stadium in der Lactatkonzentration eine große Zunahme, dagegen in der Glucosekonzentration nur eine leichte Zunahme zu verzeichnen, die jedoch im Verlauf des Wachstums der Larven größer wird.

6.3.3 Situation der Larven im Winter

Nach dem Einsetzen der Vollzirkulation im Oktober hört das Phänomen der koordinierten nächtlichen Wanderung auf. Die Gradienten von Temperatur, O_2 und Zooplankton sind aufgehoben. Aufgrund der Oxidation des in hohen Konzentrationen vorhandenen H_2S sinkt die O_2-Sättigung auf etwa 35 % ab.
Die Larven wandern nach Sonnenuntergang nur noch vereinzelt in das Pelagial, ohne jedoch höhere Wasserschichten aufzusuchen. Die meisten wanderungsbereiten Larven verlassen nicht die Kontaktzone Wasser/Sediment. Ihre Häufigkeit ist nur aus der Abnahme benthischer Larven gegen Sonnenuntergang zu ermitteln. Der Anteil wandernder Larven geht bis Dezember auf weniger als 1 % zurück und scheint mit der bis dahin noch zunehmenden O_2-Sättigung negativ korreliert zu sein. Der zeitliche Aufenthalt der wenigen wandernden Larven im Pelagial ist verkürzt. Die Zahl der Larven nimmt bereits 3 - 4 h nach Sonnenuntergang wieder ab und deutet auf ein Zurückwandern der Larven hin.

Da ein Nahrungsgradient ebenfalls nicht mehr besteht und die Larven über dem Sediment Nahrung aufnehmen können, fallen die wichtigsten Gründe für eine Wanderung fort. Ferner nimmt durch die O_2-Anwesenheit wieder der Selektionsdruck durch Fischfraß zu, obwohl die Kontaktzone der Larven durch die immer noch anhaltenden starken anaeroben Prozesse noch einen gewissen Schutz zu gewähren scheint.

Obwohl man einen limitierenden Einfluß der niedrigen Temperatur (etwa 5 ^{o}C im Dezember) auf die Wanderung bzw. die rhythmischen Aktivitäten vermuten könnte, zeigen die Larven auch während des Winters eine Rhythmik im Sediment, die sich in einem Aufsteigen der Larven im Sediment vor Sonnenuntergang bemerkbar macht (s. Abb. 45). Dieser Befund deutet auf einen temperaturkompen-

sierten Rhythmus hin.
Jedoch scheint der starke Temperaturrückgang in Verbindung mit der von November bis Dezember stark ansteigenden Lactatkonzentration der Larven auf deren Mortalitätsrate einen entscheidenden Einfluß zu haben. In dieser kurzen Zeitspanne geht die Anzahl benthischer Larven, besonders in 7 m und 8 m Tiefe, stark zurück, bleibt danach aber bis zum Frühjahr ziemlich konstant.

Aufgrund der geringen Anzahl wandernder Larven nach der Vollzirkulation liegen von deren Lactat- und Glucosekonzentration keine Meßwerte vor.

6.3.4 Tagesrhythmik und Wanderung vom 21.4.

Mit dem Aufbau der Gradienten von Temperatur, O_2 und Zooplankton beginnt sich mit zunehmendem O_2-Schwund im Hypolimnion die Wanderungsaktivität der Larven wieder bemerkbar zu machen.

In Abb. 42 wird in einer Serienuntersuchung die Tagesrhythmik benthischer Larven und die einsetzende Wanderung beschrieben, die in der Durchführung parallel mit der vom 26.6. verglichen werden kann. In der nächsten Abb. 43 werden die zeitlichen Änderungen des Trockengewichts und der Lactat- bzw. Glucosekonzentration durch die differenzierte Darstellung jeder Sedimentfraktion deutlicher herausgehoben.

Zwischen 10:00 und 13:00 verlassen schwerere Larven mit hohen Lactat- und niedrigen Glucosekonzentrationen die obere Sedimentschicht und verharren in der Kontaktzone. Im Pelagial waren sie nicht nachweisbar.

Zwischen 13:00 und 17:00 kehren die Larven wieder in das Sediment zurück. Das Verteilungsmuster ähnelt dem der Vormittagsverteilung, jedoch befinden sich mehr Larven in der oberen Sedimentschicht.

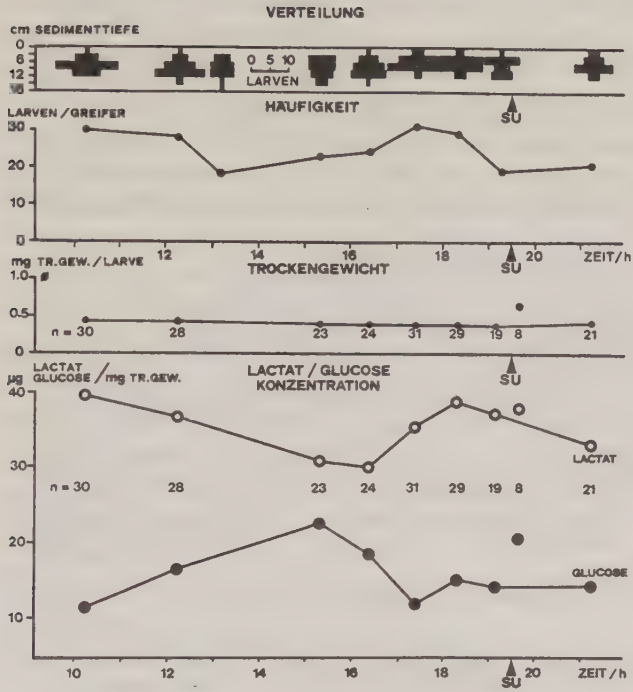

ABB. 42 TAGESPERIODISCHE VERTEILUNG UND HÄUFIGKEIT IM SEDIMENT, ø LARVENTROCKENGEWICHT UND LACTAT / GLUCOSEKONZENTRATION BENTHISCHER UND WANDERNDER LARVEN VON CHAOBORUS FLAVICANS IN 9m TIEFE. HEILIGENSEE AM 21.4.1975. SU: SONNENUNTERGANG. ● REPRÄSENTIERT DAS MITTEL AUS n LARVEN. VERBUNDENE SYMBOLE: BENTHISCHE PHASE, FREIE SYMBOLE: LARVEN WÄHREND DER WANDERUNG.

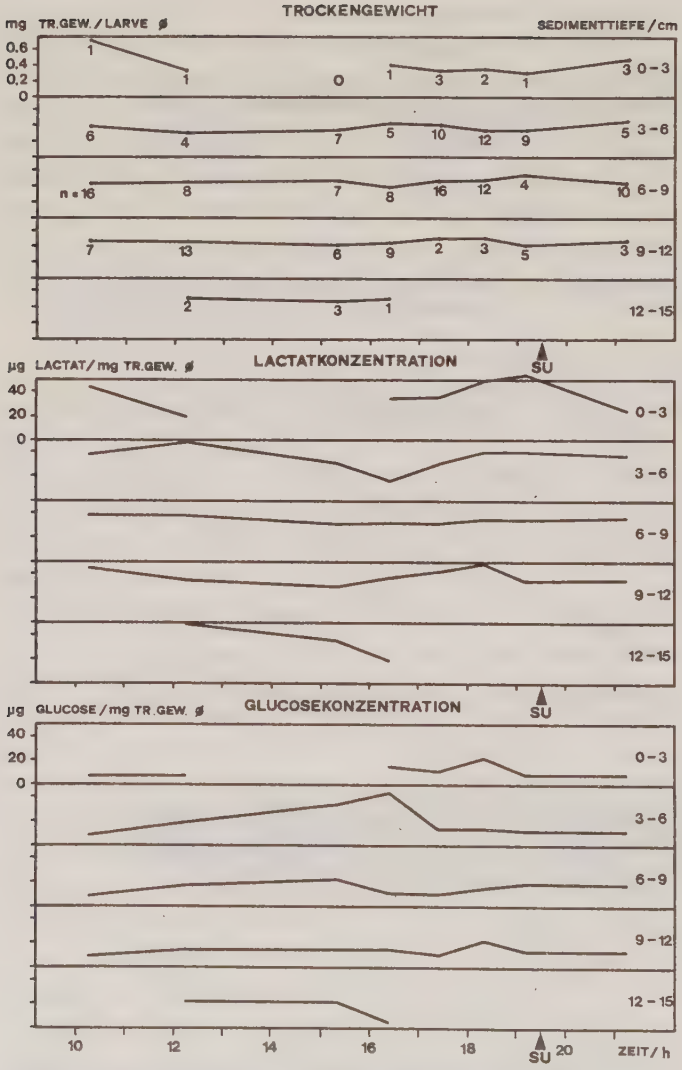

ABB. 43 ø TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION IM TAGESRHYTHMUS BENTHISCHER CHAOBORUSLARVEN AUS SEDIMENTFRAKTIONEN IN 3 cm INTERVALLEN. HEILIGENSEE, 9 m TIEFE AM 21.4.75. n̄ = MITTELWERT AUS n LARVEN. SU: SONNENUNTERGANG.

Schon vor 18:00, also etwa 2.5 h vor Sonnenuntergang, verlassen wieder die ersten wanderungsbereiten Larven das Sediment und verharren in der Kontaktzone. Die Temperatur über dem Sediment in 9 m Tiefe beträgt 6,5 °C, die O_2-Sättigung 80 %.
Kurze Zeit vor Sonnenuntergang sind die ersten Larven im freien Wasser nachweisbar. Es wandern etwa 35 % der benthischen Larven. Das Trockengewicht der wandernden Larven ist gegenüber den verbleibenden deutlich höher.

Insgesamt zeigen die Lactatkonzentrationen der Larven hohe Werte. Im Tagesverlauf folgen sie mit einer Verzögerung der Abnahme bzw. Zunahme der Larven im Sediment.

Die Glucosekonzentrationen verhalten sich umgekehrt proportional zu den Lactatkonzentrationen und erreichen die gleiche Größenordnung wie bei den jungen L4 im August/September. Die Lactatkonzentration wandernder Larven ist gegenüber den im Sediment verbleibenden etwas höher. Dagegen ist die Glucosekonzentration der wandernden Larven deutlich erhöht.

Die tagesrhythmischen Änderungen der Häufigkeit, des Trockengewichts und der Lactatkonzentration bei den Larven im April ist, im Gegensatz zum Verlauf der Glucosekonzentration, formal mit denen der Larven im Juni identisch.
Zusammen mit der erhöhten Lactatkonzentration wandernder Larven scheint daher Lactat direkt oder indirekt mit den rhythmischen Tagesaktivitäten und den nächtlichen Wanderungen in Verbindung zu stehen.

6.3.5. Lactat- und Glucosekonzentration im Jahresverlauf

Zusammenfassend zeigt Abb. 44 das durchschnittliche Trockengewicht sowie die Lactat- und Glucosekonzentration der L4 im Verlauf eines Larvalzyklus. Die Punkte

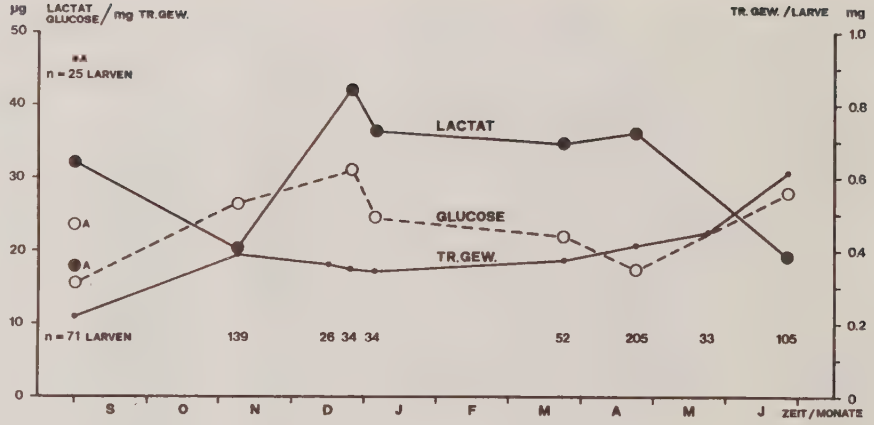

ABB. 44 DURCHSCHNITTSWERTE VON TROCKENGEWICHT, LACTAT- UND GLUCOSEKONZENTRATION VON CHAOBORUSLARVEN DES 4. STADIUMS IM JAHRESVERLAUF, HEILIGENSEE 1974/75. A: LARVEN DER VORIGEN GENERATION.

repräsentieren die Werte von n Larven, zusammengefaßt aus mehreren Messungen.
Vom September bis November nimmt das Gewicht um fast 100 % zu. Danach tritt bis Januar ein geringer Gewichtsverlust auf, der jedoch sicher zum Teil auf die Mortalität größerer Larven (s. Längenabnahme benthischer L4 in Abb. 22) zurückzuführen ist.
Von Januar an beginnt das Gewicht erst langsam, dann mit steigender Temperatur und größerem Nahrungsangebot rasch zuzunehmen.
Die korrespondierende Glucosekonzentration folgt im wesentlichen dem Gewichtsanstieg der Larven. Von Dezember bis April nimmt die Konzentration ab und erreicht Werte wie bei jungen L4 im August/September. Zusammen mit dem Gewichtsanstieg erreicht die Konzentration dann wieder maximale Werte wie im Dezember. Dieser Verlauf ist hauptsächlich durch das Nahrungsangebot und die thermische Situation bedingt und läßt eine Saisonabhängigkeit erkennen.

Die Lactatkonzentration verhält sich im Jahresverlauf formal umgekehrt proportional zum Gewicht der Larven. In Perioden starker Gewichts- und Glucosezunahme sinken die Werte auf ein Minimum, während die Werte vor Einbruch des Winters stark ansteigen und bis zum April auf einem hohen Niveau bleiben. Erst bei stärkerer Gewichts- und Glucosezunahme geht die Konzentration wieder zurück.

Der starke Lactatanstieg während des Winters scheint mit dem Temperaturrückgang im Zusammenhang zu stehen. Die Temperaturen im Sediment nehmen von Oktober bis März ab und liegen bei 5 ^{o}C. Trotz der ausreichenden O_2-Sättigung im Pelagial ist das Sediment während der Wintermonate noch stark reduzierend. Zusammen mit der temperaturbedingten Stoffwechselerniedrigung bei fortgesetzter Nahrungsaufnahme in der Kontaktzone und möglicherweise auch im Sediment kann das eine Lactaterhöhung zur Folge haben.

Auch die im Vergleich zu Sommerlarven höhere Resistenz der Larven von Chaoborus flavicans gegen H_2S im Winter (Prokeŝova 1963) ist wohl nicht wegen, sondern trotz erhöhter Lactatkonzentration ein temperaturbedingtes Phänomen. Ab April/Mai waren dann die Larven durch ihre wieder einsetzende Wanderungsaktivität höheren Temperatursummen ausgesetzt und zeigen eine abnehmende Lactatkonzentration.

6.3.6 Diskussion zur Rhythmik der Larven

Abschließend sind in Abb. 45 die wesentlichsten rhythmischen Aktivitäten pelagischer und benthischer Larven im Verlauf eines Jahres zusammengefaßt.
Wie bereits in den Untersuchungen vom 21.4. und 26.6. zu erkennen war, äußert sich der Tagesrhythmus benthischer Larven in einem 8 h-Intervall mit Häufigkeitsmaxima um 10:00 und 18:00. Dazwischen sind Ansätze zur Wanderung erkennbar, die während des Tages aufgrund hoher Lichtintensitäten unterdrückt wird, nach Erreichen eines Schwellenwertes aber, in Abhängigkeit von der O_2-Situation, mehr oder weniger koordiniert abläuft.

Die experimentellen Daten von TERAGUCHI & NORTHCOTE (1966) und die Interpretation der Wanderung als Ausdruck eines durch Licht induzierten exogenen Rhythmus finden somit eine Erklärung in der endogen bedingten rhythmischen Wanderungsbereitschaft, die sich in einem 3 x 8 h-Intervall bemerkbar macht. Daher ist es nicht erstaunlich, im Verlauf der endogen bedingten Wanderungsbereitschaft, Wanderung unter künstlichen Bedingungen durch Licht auslösen zu können.
Interpretiert man die pelagische Phase als 3. Häufigkeitsmaximum um 2:00, dann müßte das fast 30 min vor der ersten Helligkeitsregistrierung ($\leq$ 1 Lux) beobachtete Abwärtswandern am 26.6.1974 und 21.6.1972 um 2:00 eine

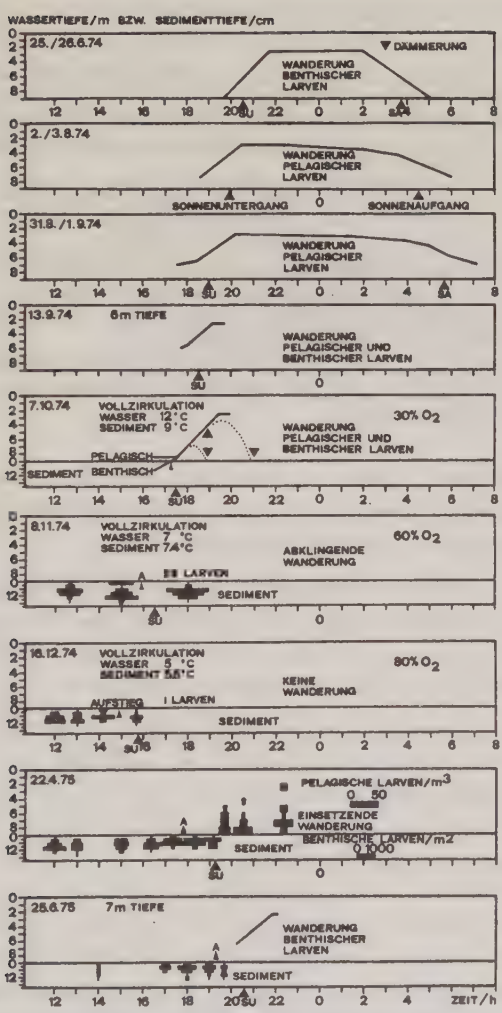

ABB. 45 RHYTHMISCHE TAGES- UND NACHTAKTIVITÄTEN BENTHISCHER UND PELAGISCHER LARVEN VON CHAOBORUS FLAVICANS IM VERLAUF EINES JAHRESZYKLUS IM HEILIGENSEE.

Folge endogener Rhythmik sein und keine negative Phototaxis, wie viele Autoren behaupten.

Am 31.8.1974 wurde der Beginn der Wanderung pelagischer Larven 45 min vor Sonnenuntergang um 19:03 festgestellt. Obwohl 5:39 Sonnenaufgang war, sanken die Larven schon zwischen 2:00 und 4:00 leicht ab, also vor der ersten Helligkeitsregistrierung.

Am 7.10.1974 wanderten pelagische und benthische Larven zwischen 17:30 und 17:45 (Sonnenuntergang 17:43), als in 9 m Tiefe bereits Dunkelheit herrschte.

Am 8.11.1974, nach dem Aufhören einer koordinierten Wanderung, war bei Sonnenuntergang um 16:36 noch keine Larve im Pelagial anzutreffen. Erst nach 17:05 waren Larven 1 m über dem Sediment erfaßbar.

Am 10.12.1974 waren ebenfalls erst nach 17:00 einige Larven im Pelagial anzutreffen. Sonnenuntergang war jedoch bereits um 15:45.

Alle diese Daten deuten auf das Beibehalten eines endogenen Rhythmus, trotz der in der Zeit zwischen den Äquinoktien früher einsetzenden Dunkelheit.

Diese Beobachtungen würden mit den Ergebnissen von La ROW (1969) an den Larven von Chaoborus punctipennis übereinstimmen, der auch im Experiment eine Beibehaltung der Rhythmik aufsteigender Larven feststellt.

In der vorliegenden Untersuchung jedoch deutet der Rhythmus der Larven im Sediment auf eine ständige Synchronisation mit dem Hell-Dunkel-Wechsel hin, obwohl die Larven erst lange nach Sonnenuntergang, wie La ROW feststellt, das Sediment verlassen.
Das durch den Hell-Dunkel-Wechsel synchronisierte Aufsteigen der Larven im Sediment (s. Abb. 45) dient zweifellos der Aufnahme des Lichtstimulus als Zeitgeber. Würden die Larven nämlich, durch den endogenen Rhythmus bedingt, das Sediment erst später bei Dunkelheit verlassen, käme kein koordiniertes Wanderungsverhalten zustande, wie experimentelle Beobachtungen zeigen (BERG 1937).

Dem Lichtstimulus kann man deshalb neben der Rolle des

Zeitgebers und Synchronisators der Rhythmik auch die Funktion eines Koordinators beim Ablauf einer geschlossenen Wanderung zusprechen. Diese Vermutung wurde schon von BERG 1937 geäußert.

Das späte Aufsteigen der wenigen Larven nach der Vollzirkulation trotz der Anwesenheit von O_2 steht jedoch vermutlich mit dem verminderten Selektionsdruck bei der Wanderung im Dunkeln im Zusammenhang.

Diese Befunde sprechen für eine endogene Rhythmik, die jedoch durch den Hell-Dunkel-Wechsel ständig synchronisiert wird. Die Rhythmik selbst scheint auf primären oder sekundären Stoffwechselprozessen zu beruhen, die sich in den Lactatkonzentrationen äußert.

7.0 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

Die Ergebnisse einer autökologischen Untersuchung an Larven und Puppen einer Population von Chaoborus flavicans MEIGEN aus dem Heiligensee (Berlin-West) werden beschrieben. Im Mittelpunkt der Untersuchungen stehen dabei die rhythmischen Aktivitäten pelagischer und benthischer Larven. Zum Nachweis einer durch stoffwechselphysiologische Prozesse bedingten Rhythmik wurden Metabolitkonzentrationen der Larven aus räumlich-zeitlichen Verteilungen gemessen. Zur Klärung der steuernden Umwelteinflüsse wurden hydrographische, sedimentologische und planktologische Untersuchungen durchgeführt. Zum Verständnis des Schwebe- und Wanderungsvorgangs der Larven und Puppen wurden biometrische Untersuchungen vorgenommen.

1. Der Heiligensee ist ein mäßig bis stark eutropher See. Im Verlauf des Sommers ist er deutlich geschichtet. Das Hypolimnion ist durch O_2-Schwund und starke H_2S-Entwicklung gekennzeichnet. Ab Oktober unterliegt er einer Vollzirkulation, die zur Aufhebung aller Gradienten führt.
2. Das Sediment wird vom Litoral zur Seemitte zunehmend homogener. Durch steigenden Anteil von Porenwasser und organischer Substanz nimmt die Weichheit mit der Tiefe zu. Plötzlichen Temperaturänderungen des Wasserkörpers folgt es nur mit großer zeitlicher Verzögerung.
3. Die räumlich-zeitlichen Verteilungsmuster des Zooplanktons weisen im Tages- und Jahresverlauf größere Schwankungen auf. Im Tages-Nacht-Rhythmus führt das Zooplankton litoralwärts gerichtete Wanderungen durch. Anstelle von Vertikalwanderung wird aufgrund der stärkeren horizontalen Komponente die Bezeichnung Transversalwanderung vorgeschlagen.

Im Jahresverlauf sind horizontale Häufigkeitsgradienten festzustellen. Im Frühsommer nimmt die Häufigkeit von Seemitte zum Litoral zu. Nach der Vollzirkulation im Oktober nimmt die Häufigkeit dagegen vom Litoral zur Seemitte zu.
Im Jahresverlauf ist die untere Verteilungsgrenze des Zooplnktons mit der O % O_2-Isoplete korreliert.

4. Die Larvengeneration von Chaorobus weist im Heiligensee einen Jahreszyklus auf. Die Imagines schlüpfen zwischen Juni und September. Im April ist eine sehr früh schlüpfende kleinere Generation zu beobachten. Die ersten Larven der neuen Generation treten im Juli auf.

5. Nach der Vollzirkulation im Oktober bis zum Juli sind die Larven im Tagesverlauf benthisch. Während der Sommerstagnation verlassen die Larven dieser Generation bei zunehmend anaeroben Bedingungen das Sediment und gehen zur pelagischen Lebensweise im Hypolimnion über.
Zwischen zunehmender H_2S-Konzentration im Hypolimnion und sich aufwärts verlagernden Häufigkeitsmaxima pelagischer Chaoboruslarven besteht eine Korrelation.

   Benthische und pelagische Lebensweise der Larven während des Tages vollzieht sich damit im Wechsel zwischen aeroben und anaeroben Verhältnissen.

6. Die vertikalen Verteilungsmuster pelagischer Larven und die zunehmende Wanderungsamplitude wachsender Larven lassen sich aus den allometrischen Wachstumsbeziehungen zwischen Tracheenblasen- und Körpervolumen erklären. In der Folge der Stadien schlägt die negative Allometrie des Tracheenblasenwachstums mit zunehmender Absinkgeschwindigkeit in eine stark positive Allometrie um. Für die Stadien 2, 3 und 4 stehen vertikale Verteilungshorizonte, Wanderungsamplitude und Wanderungsgeschwindigkeit untereinan-

der im Verhältnis von 1 : 2 : 4. Zwischen Stadium 1 und 2 ist hierbei kein auffälliger Unterschied feststellbar. Die Verteilungsmuster der Larvenstadien sprechen für einen Schwebe- und Wanderungsvorgang unter minimalem Energieaufwand.

7. Die Wanderung der Chaoboruslarven orientiert sich in einem Gradientenmuster von Umweltfaktoren. Die vertikalen Häufigkeitsmaxima wandernder Larven im Epilimnion sind mit der 100 % O_2-Isoplete korreliert und sprechen für einen hohen O_2-Bedarf der Larven. Andererseits geht die Wanderungsrate der Larven nach der Vollzirkulation mit bis zum Boden reichender O_2-Sättigung sprunghaft zurück.
   Die Ursache scheint in der negativen Reaktion der Larven gegen O_2 zu liegen, die sich möglicherweise im Verlauf der Evolution als adaptives Merkmal zur Verminderung des Selektionsdrucks durch Fischfraß herausgebildet hat.

8. Die Chaoboruslarven führen ausgedehnte nächtliche Wanderungen durch, wobei sie etwa 20 m/h in horizontaler Richtung in das Litoral zurücklegen. Wegen der stärkeren horizontalen als vertikalen Richtung der Wanderung wird für ihren Wanderungsmodus wie beim Zooplankton die Bezeichnung Transversalwanderung vorgeschlagen. Der vertikale Anteil der Wanderung scheint allein auf dem Schwebeverhalten der Larven zu beruhen, während der horizontale Anteil nur durch aktives Schwimmen zu erklären ist. Die Aufstiegsgeschwindigkeit ist doppelt so hoch wie die Abstiegsgeschwindigkeit und erklärt sich aus der unterschiedlichen Zeit für den Expansions- bzw. Kontraktionsvorgang der Tracheenblasen.
   Zwischen den gleichsinnig orientierten Transversalwanderungen des Zooplanktons und der Larven in das Litoral und zurück ist eine Korrelation festzustellen, die auf einer Räuber-Beute-Beziehung zu beruhen

scheint.
Durch die Transversalwanderung können die Chaoboruslarven auf sprunghaft auftretende horizontale Gradienten, wie beispielsweise der Temperaturgradient des Sediments nach der Vollzirkulation, kurzfristig reagieren.

9. Bei benthischen und wandernden Chaoboruslarven lassen sich rhythmische Aktivitäten nachweisen, die eng mit stoffwechselphysiologischen Prozessen im Zusammenhang stehen und in wechselnden Lactatkonzentrationen zum Ausdruck kommen. Dieser Rhythmus ist während des ganzen Jahres, selbst bei niedrigen Temperaturen von 5 ^{o}C, nachweisbar. Im Verlauf eines Tages äußert sich der Rhythmus in einem 3 x 8 h-Intervall. Dabei verlassen benthische Larven auch während des Tages das Sediment. Dieses Verhalten wird als Ansatz zu einer Wanderung gedeutet, die jedoch durch die negative Phototaxis unterdrückt wird.
Die Lactatkonzentrationen wandernder Larven sind höher als bei nichtwandernden Larven.

10. Der Rhythmus wird im Jahresverlauf ständig durch den Hell-Dunkel-Wechsel als Zeitgeber synchronisiert. Zwischen den Äquinoktien während des Sommerhalbjahrs ist im Hell-Dunkel-Wechsel auch die Ursache für den Ablauf einer geschlossenen Wanderung der Larven zu sehen. Die Wanderung einzelner Larven nach der Vollzirkulation beginnt erst bei völliger Dunkelheit, obwohl die Larven schon vor Sonnenuntergang in die Kontaktzone wandern. Das Wandern im Schutz der Dunkelheit wird ebenfalls als adaptives Verhalten zur Verminderung des Selektionsdrucks durch Fischfraß interpretiert.

9.0 LITERATUR

Augenfeld, J. M. 1966: Lactic dehydrogenase activities in invertebrates in relation to environment and mode of gas exchange.
Comp. Biochem. Physiol. 18, 983-985.

Bardenfleth, K. S. & Ege, R. 1916: On the anatomy and physiology of the air-sacs of the larva of Corethra plumicornis. Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 67, 25-42.

Berg, K. 1937: Contributions to the biology of Corethra MEIGEN (Chaoborus LICHTENSTEIN).
Kgl. Danske Videnskb. Selskb. Biol. Medd. 13, 1-101.

Berg, K. Jonasson, P. M. & Ockelmann, K. W. 1962: The respiration of some animals from the profundal zone of a lake.
Hydrobiologia 19, 1-39.

Berg, K. & Jonasson, P. M. 1965: Oxygen consumption of profundal animals at low oxygen content of the water.
Hydrobiologia 26, 131-143.

Bradshaw, W. E. 1969: Major environmental factors inducing the termination of larval diapause in Chaoborus americanus JOHANNSEN (Diptera, Culicidae).
Biol. Bull. 136, 2-8.

Bradshaw, W. E. 1970: Interaction of food and photoperiod in the termination of larval diapause in Chaoborus americanus (Diptera: Culicidae).
Biol. Bull. 139, 476-484.

Bradshaw, W. E. 1973: Homeostasis and polymorphism in vernal development of Chaoborus americanus.
Ecology 54, 1247-1259.

Bradshaw, W. E. 1974: Photoperiodic control of development in Chaoborus americanus with special reference to photoperiodic action spectra.
Biol. Bull. 146, 11-19.

Cole, G. A. 1953: Notes on the vertical distribution of organisms in the profundal sediments of Douglas Lake, Michigan.
Amer. Midland Natur. 49, 252-256.

Damant, G. C. C. 1924: The adjustment of the buoyancy of the larva of Corethra plumicornis.
J. Physiol. 59, 345-356.

Duhr, B. 1955: Über Bewegung, Orientierung und Beutefang der Corethralarve (Chaoborus crystallinus DE GEER).
Zool. Jb. Physiol. 65, 357-504.

Elgmork, K. 1962: A bottom sampler for soft mud.
Hydrobiologia 20, 167-172.

Engel, S. 1976: Food habits and prey selection of Coho salmon (Oncorhynchus kisutch) and Cisco (Coregonus artedii) in relation to zooplankton dynamics in Pallette Lake, Wisconsin.
Trans. Am. Fish. Soc. Ann Arbor, Mich., 105, 607-614.

Fedorenko, A. Y. 1975: Development patterns and their possible adaptive significance in three types of fourth instar Chaoborus larvae.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 3098-3105.

Franke, Ch. 1973: Limnologische Untersuchungen am Makrobenthos des Heiligensees und Tegeler Sees.
Diplomarbeit, Inst. f. allg. Zool. d. FU Berlin.

Frankenberg, G. von 1915: Die Schwimmblasen von Corethra.
Zool. Jahrb. Physiol. 35, 505-592.

Frankenberg, G. von 1928: Ausgleich einer künstlichen Gewichtsvermehrung durch die Larve von Corethra.
Ibid. 76, 237-240.

Goldspink, C. R., Scortt D.B.C. 1971: Vertical migration of Chaoborus flavicans in a Scottish loch.
Freshwat. Biol. 1, 411-421.

Harnisch, O. 1953: Untersuchungen zum Gaswechsel der Larve von Chaoborus crystallinus LICHTENSTEIN (= Corethra plumicornis).
Zool. Jahrb. Physiol. 64, 97-111.

Harnisch, O. 1956: Reduktionsorte im Körper der Larve von Chaoborus crystallinus.
Arch. f. Hydrobiol. 52, 204-209.

Hongve, D. 1975: On the ecology and distribution of Chaoborus (Chaoboridae, Diptera) from the upper Romerike District, south-east Norway.
Norw. J. Ent. 22, 49-57.

Kajak, Z. & Dusoge, K. 1975: Makrobenthos of Lake Taltowisko.
Ekol. Pol. 23, 295-316.

Kajak, Z. & Dusoge, K. 1975: Makrobenthos of Mikolajskie Lake.
Ekol. Pol. 23, 437-457.

Kajak, Z. & Ranke-Rybicka, B. 1970: Feeding and production efficiency of Chaoborus flavicans MEIGEN (Diptera, Culicidae) larvae in eutrophic and dystrophic lake.
Pol. Arch. Hydrobiol. 17, 225-232.

Karim, M. A. & Inglis, J. M. 1970: Benthic distribution and seasonal fluctuations in abundance of Chaoborus species (Diptera: Chaoboridae) in an articial pond.
Pak. J. Sci. Res. 22, 69-78.

La Row, E. J. 1968: A persistent diurnal rhythm in Chaoborus larvae. I. The nature of the rhythmicity.
Limnol. Oceanogr. 13, 250-256.

La Row, E. J. 1969: A persistent diurnal rhythm in Chaoborus larvae. II. Ecological significance.
Limnol. Oceanogr. 14, 213-218.

La Row, E. J. 1970: The effect of oxygen tension on the vertical migration of Chaoborus larvae.
Limnol. Oceanogr. 15, 357-362.

La Row, E. J. & Marzolf, G. R. 1970: Behavioral differences between 3 rd and 4 th instars of Chaoborus punctipennis SAY.
Amer. Midl. Natur. 84, 428-436.

Lewis, W. M. Jr. 1975: Distribution and feeding habits of a tropical Chaoborus population.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 3106-19.

Lindquist, A. W. & Deonier, C. C., 1942: Flight and oviposition habits on the Clear Lake gnat.
J. Econ. Entomol. 35, 411-415.

Lindquist, A. W. & Deonier, C. C., Hancey, J. E. 1943: The relationship of fish to the Clear Lake gnat in Clear Lake, California.
Calif. Fish. Game. 29, 193-202.

Macdonald, W. W. 1956: Observation on the biology of chaoborids and chironomids in Lake Victoria and on the feeding habits of the "elephant snout fish" Mormyrus kannume.
J. Anim. Ecol. 25, 36-53.

Malueg, K. W. 1966: An ecological study of Chaoborus.
Ph. D. Thesis, Univ. Wis., Madison, 1-231.
(Diss. Abstr. 28: 1277-B.)

Malueg, K. W. & Hasler, A. D. 1966: Echo sounder studies on diel movements of Chaoborus larvae in Wisconsin (U.S.A.) lakes.
Verh. Int. Ver. Limnol. 16, 1697-1708.

Mc Gowan, L. M. 1975: The occurence and behaviour of adult Chaoborus and Procladius (Diptera: Nematocera) from Lake George, Uganda.
Zool. J. Linn. Soc. 57, 321-333.

Nachtigall, W. 1962: Zur Lokomotionsmechanik schwimmender Dipterenpuppen.
Z. vergl. Physiol. 45, 463-474.

Nilssen, J. P. 1974: On the ecology and distribution of the Norwegian larvae of Chaoborus (Diptera, Chaoboridae).
Norsk. ent. Tidsskr. 21, 37-44.

Northcote, T. G. 1964: Use of a high-frequency echo sounder to record distribution and migration of Chaoborus larvae.
Limnol. Oceanogr. 9, 87-91.

Parma, S. 1969: The life cycle of Chaoborus crystallinus (DE GEER) (Diptera, Chaoboridae) in a Dutch pond.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 17, 888-894.

Parma, S. 1969: Notes on the larval taxonomy, ecology and distribution of the Dutch Chaoborus species (Diptera, Chaoboridae).
Beaufortia 17, 21-50.

Parma, S. 1971: The morphology of the larval instars of Chaoborus flavicans (MEIGEN 1818) (Diptera, Chaoboridae).
Beaufortia 18, 173-182.

Parma, S. 1971: Chaoborus flavicans MEIGEN (Diptera, Chaoboridae). An autecological study.
Proefschrift Rijksuniversiteit te Groningen.

Peus, F. 1934: Zur Kenntnis der Larven und Puppen der Chaoborinae (Corethrinae auct.).
Arch. f. Hydrobiol. 27, 641-668.

Pope, G. F. & Carter, J. C.H., Power, G. 1973: The influence of fish on the distribution of Chaoborus spp. _Diptera) and density of larvae in the Matamek River system, Quebec.
Trans. Am. Fish. Soc. Ann Arbor, Mich. 102, 707-714.

Prokeŝova, V. 1963: Resistance adaptibility of Chaoborus larvae (Diptera) under anaerobic conditions in hydrogen sulphide.
Acta. Soc. Zool. Bohemoslov. 27, 178-184.

Ratte, H. T. 1974: Einflüsse von tagesperiodischen Wechseltemperaturen und Photoperioden auf die Entwicklung von Chaoborus crystallinus DE GEER (Diptera, Chaoboridae). Ein Beitrag zur Vertikalwanderung der Planktonorganismen.
Diplomarbeit, Zoologisches Institut für Physiologische Ökologie.

Roth, J. C. 1967: Notes on Chaoborus species from the Douglas Lake region, Michigan, with a key to their larvae (Diptera, Chaoboridae).
Pap. Mich. Acad. Sci. 52, 63-68.

Roth, J. C. 1968: Benthic and limnetic distribution of three Chaoborus species in a southern Michigan lake (Diptera, Chaoboridae).
Limnol. Oceanogr. 13, 242-249.

Roth, J. C. 1968: The effects on natural and experimental competition on the distribution of cohabiting species of Chaoborus (abstract).
Proc. North Central Branch, Entomol. Soc. Amer. 23, 35.

Roth, J. C. & Parma, S. 1970: A Chaoborus Bibliography
Bulletin of the Entomological Society of America 16, 2, 100-110.

Särkkä, J. & Paasivirta, L. 1972: Vertical distribution and abundance of the macro- and meiofauna in the profundal sediments of Lake Päijänne, Finland.
Ann. Zool. Fennici 9, 1-9.

Saether, O. A. 1967: Variation within immature stages of Chaoborus flavicans (Meig.) (syn. Chaoborus alpinus Peus syn. nov.).
Int. Revue ges. Hydrobiol. 52, 573-587.

Saether, C. A. 1970: Nearctic and Palaearctic Chaoborus (Diptera: Chaoboridae)
Bulletin 174, Fisheries Research Board of Canada.

Siebeck, O. 1964: Ist die Uferflucht planktischer Crustaceen eine Folge der Vertikalwanderung?
Arch. Hydrobiol. 60, 416-425.

Sikorowa, A. 1968: The behaviour of Chaoborus Licht. larvae under unfavourable oxygen conditions.
Ekol. Pol. Ser. A 16, 185-192.

Stahl, J. B. 1966: Coexistence in Chaoborus and its ecological significance.
Invest. Indiana Lakes and Streams 7, 99-113.

Stahl, J. B. 1966: The ecology of Chaoborus in Myers Lake, Indiana.
Limnol. Oceanogr. 11, 177-183.

Strickler, J. R. 1969: Experimentell-oekologische Untersuchung über die Vertikalwanderung planktischer Crustaceen. Dissertation Nr. 4387
Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich.

Swift, M. C. 197 : Simulation studies of Chaoborus vertical migration.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 3120-26.

Swüste, H. F. J., Cremer, R. & Parma, S. 1973: Selective predation by larvae of Chaoborus flavicans (Diptera, Chaoboridae).
Verh. Int. Ver. Limnol. 20, 16-22.

Teraguchi, M. & Northcote, T. G. 1966: Vertical distribution and migration of Chaoborus flavicans larvae in Corbett Lake, British Columbia.
Limnol. Oceanogr. 11, 164-176.

Teraguchi, M. 1975: Detection of negative buoyancy in the phantom larva, Chaoborus americanus.
J. Insect. Physiol. 21, 1265-1269.

Teraguchi, M. 1975: Correction of negative buoyancy in the phantom larva, Chaoborus americanus.
J. Insect. Physiol. 21, 1659-71.

Weglenska, T., Hillbricht-Ilkowska, A., Kajak, Z., Bownik-Dylinska, L., Ejsmont-Karabin, J., Karabin, A., Leszczynski, L., Prejs, K. 1975: The effect of mineral fertilization on the structure and functioning of ecosystems of various trophic types of lakes. Part II. The effect of mineral fertilization on zooplankton, benthic fauna and tripton sedimentation.
Pol. Arch. Hydrobiol. 22, 233-250.

Wemhöner, K. & Weber, W. 1974: Innervation des Tracheenblasenepithels bei der Büschelmücke Corethra plumicornis (Chaoborus).
Experientia 30, 1076.

Wesenberg-Lund, C. 1943: Biologie der Süßwasserinsekten.
Berlin, Springer-Verlag, 682 S.

Ich versichere, die vorliegende Dissertation selbst verfaßt zu haben unter ausschließlicher Verwendung der angegebenen Quellen.

Berlin, den 31. Juli 1978

L e b e n s l a u f

Als Sohn des Kapellmeisters Alfred Franke und seiner Ehefrau Gerda Franke, geb. Lewerenz, wurde ich, Hans Christian Franke, am 5. September 1941 in Berlin geboren.

Infolge der Kriegsereignisse übersiedelten meine Eltern 1944 nach Hof/Saale. Dort besuchte ich von 1947 bis 1951 die Volksschule. Nach dem Umzug meiner Eltern nach Berlin besuchte ich ab 1951 die 3. Grundschule und anschließend das Gymnasium zu Berlin-Steglitz. 1956 wechselte ich zur 4. Oberschule Technischen Zweiges und erlangte die Mittlere Reife.
Von 1957 bis 1960 erlernte ich beim Bezirksamt Steglitz, Abteilung Gartenbauamt, den Gärtnerberuf. 1960 schloß ich die Lehre mit der Gehilfenprüfung ab. Anschließend arbeitete ich bis Ende 1961 als Landschaftsgärtner bei der Firma Dr. Johannes Schweizer in Basel/Schweiz.

Von 1962 bis 1967 war ich als Tierpfleger und Gärtner im Berliner Aquarium, Aktienverein Zoologischer Garten, tätig.
Ab 1965 besuchte ich die Abendschule Dr. H. Stachowiak. 1967 wurde mir durch Fremdreifeprüfung die Hochschulreife zuerkannt.
Im Sommersemester 1968 begann ich an der Freien Universität Berlin das Studium der Biologie mit dem Hauptfach Zoologie. Im Frühjahr 1970 legte ich das Vordiplom ab.

Ab 1972 führte ich eine limnologisch-ökologische Untersuchung über den Heiligensee und Tegeler See durch, die 1973 abgeschlossen wurde. Im Sommer 1973 legte ich die Diplomprüfung ab.

Als Weiterführung der limnologischen Untersuchung über den Heiligensee begann ich anschließend im Rahmen meiner Dissertation eine Untersuchung zur Autökologie der Larven einer Dipterenart.

Seit Anfang 1976 bin ich im Rahmen der Technischen Entwicklungshilfe der Deutschen Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit in Syrien im Projekt "Entwicklung der Fischerei im Assadsee" als Limnologe tätig.